MECHANISMEN DER BEUTEWAHL BEI PLANKTONFRESSENDEN FISCHEN

Wolfgang Höckh

Diss. München
1984

Mechanismen der Beutewahl bei planktonfressenden Fischen

Dissertation

der Fakultät für Biologie

der Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von

Wolfgang Hückh

aus

München

München

Dezember 1983

1. Berichterstatter: Prof.Dr. J.Jacobs
2. Berichterstatter: Prof.Dr. M.Siebeck

Tag der mündlichen Prüfung: 22.02.1984

drucken + binden
gmbh
Schellingstraße 23
8000 München 40
Tel. 089/28 44 45

Jürgen Jacobs betreute diese Arbeit; ohne seine Fülle von Anregungen und ohne seine Geduld in den kritischen Phasen wäre diese Arbeit nicht möglich gewesen. Ihm gilt mein ganz besonderer Dank.

Gerd A.T.Müller, Böblingen, und Herr Enger, Zool.Inst. Univ.München, berieten mich bei meinen Problemen mit der Datenverarbeitung; Ilse Schiller half mir bei einem Teil der Versuche.

Die in dieser Arbeit genannten Programme und statistischen Auswertungen wurden größtenteils am Leibniz-Rechenzentrum der Bayerischen Akademie der Wissenschaften gerechnet.

Diese Arbeit wurde von der Deutschen Forschungsgemeinschaft gefördert (Projekte Ja 145/9, Ja 145/9z, Ja 145/11-3).

Ihnen allen, sowie den Freunden und Kollegen am Zoologischen Institut, die stets bereit waren, mit Rat und Tat zur Seite zu stehen, danke ich sehr herzlich.

Inhaltsverzeichnis

1.	Einleitung	1
2.	Material und Methoden	9
2.1	Versuchstiere	9
2.1.1	Fische	9
2.1.2	Wasserflöhe	9
2.2	Experimente	10
2.2.1	Reaktions- bzw. Interessen-Distanzen der Fische	10
2.2.2	Versuche mit unterschiedlichem Hungerzustand der Fische	17
2.2.2.1	Selektivität hungriger und satter Fische ohne Beuteersatz	17
2.2.2.2	Selektivität von zu Versuchsbeginn hungrigen Fischen mit Ersatz der gefressenen Beute	18
3.	Ergebnisse und Diskussion	21
3.1	Versuchsergebnisse	21
3.1.1	Versuche ohne Wahlmöglichkeit	21
3.1.1.1	Ermittlung der Reaktionsdistanzen	21
3.1.1.2	Ermittlung der Interessenwinkel	30
3.1.2	Versuche mit Wahlmöglichkeit	41
3.1.2.1	Selektivität hungriger und satter Fische ohne Beuteersatz	41
3.1.2.2	Selektivität von zu Versuchsbeginn hungrigen Fischen mit Ersatz der gefressenen Beute	46
	a. Überlegungen zur Wahl der geeigneten Hunger-definition	46
	b. Ergebnisse der Experimente	48
	1. Abnahme des Hungers	52
	2. Selektivität	52
3.2	Apparent-Size-Modell und Rechenprogramme zu diesem Modell	56
3.2.1	Das Modell und Programm I	56
3.2.2	Tests des Algorithmus	58
3.2.3	Programm II	59
3.2.4	Bestimmung der optimalen Beutezusammensetzung	60
3.2.5	Vorhersagen des Modells bezüglich der Licht-abhängigkeit der Selektivität	62
3.3	Schlußfolgerungen	67
4.	Zusammenfassung	73
5.	Literaturverzeichnis	75
6.	Anhang	78

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41534907_0002

1. Einleitung

Relative und absolute Abundanzen des Zooplanktons in Seen werden von Planktivoren (Fischen, aber auch Evertebraten) erheblich beeinflußt. Täglich können bis zu 25 % des vorhandenen Zooplanktons gefressen werden (HALL 1964, JACOBS 1977); eine besondere Rolle spielen hierbei die Fische.

Fische fressen jedoch nicht wahllos, sondern sie bevorzugen im allgemeinen die jeweils größeren Plankter. Das haben zahlreiche Untersuchungen nachgewiesen (BROOKS und DODSON 1965, GALBRAITH 1967, WERNER und HALL 1974, BÖHL 1979). Je nach Fischgröße gibt es aber auch "zu große Beute"; sehr kleine (z.B. frisch geschlüpfte) Fische bevorzugen daher u.U. stärker kleinere Beutetiere.

Die algivoren Zooplanktonarten konkurrieren ihrerseits miteinander um Nahrung; dieser Konkurrenzdruck und die Bejagung durch Planktivoren beeinflussen erheblich die Koexistenzchance der betroffenen Zooplanktonarten.

Wegen dieses Einflusses der Bejagung auf die Koexistenz der Beute gewinnt die **Selektivität** der Planktivoren eine zusätzliche Bedeutung beim Problem der **Stabilität** von Ökosystemen. Am Komplex Koexistenz - Konkurrenz - Feind/Beute arbeiten seit längerer Zeit mehrere Forschergruppen. Die Selektivität der Fische spielt dabei eine zentrale Rolle. Für diese Beutewahl sind mehrere Faktoren von Bedeutung, z.B.

(1) die **Größe** der Beutetiere und die **Größendifferenzen** zwischen verschiedenen Beutetypen. Größere Beute wird bevorzugt, und zwar umso mehr, je größer die Differenz zu Alternativbeuten ist (JACOBS 1978, Abb.8).

(2) die **Sichtbarkeit** der Beute. Stärker pigmentierte Tiere werden, bei gleicher Körpergröße, bevorzugt gefressen. Diese geringere Transparenz kann beispielsweise durch größere Augen (ZARET und KERFOOT 1975), durch das Vorhandensein von Dauereiern (MELLORS 1975) oder durch stärkere Darmfüllung (ZARET 1977) bedingt sein.

(3) die **relativen Abundanzen** der einzelnen Beutetypen oder Größenklassen (KUCKLENTZ 1975, MURDOCH et al 1975). Bei sehr hohen relativen Abundanzen können auch kleine Beutetiere überproportional gefressen werden.

(4) **Lichtintensität** und **Trübung**. Bei abnehmenden Beleuchtungsstärken oder hohen Trübungsgraden sinken die Reaktionsdistanzen von Fischen für große Daphnien stärker als für kleine Daphnien (VINYARD und O'BRIEN 1976). Dies sollte auch Auswirkungen auf die Selektivität haben.

(5) **Fluchtchancen** und **Schwimmverhalten** der Beute. Copepoden haben eine höhere Entkommenschance als Cladoceren (DRENNER et al (1978), DRENNER und McCOMAS (1980)). Versuche von VINYARD (1980) zeigten, daß Fische diese Fluchtchancen lernen können und daher Beute, die oft einem Angriff entkommt, meiden. Hinweise auf ein derartiges Verhalten ergaben sich auch aus Untersuchungen, die BOHL (1979) im Freiland durchgeführt hat.

(6) **Verteilung** von Fischen und Plankton im Gewässer. BOHL

(1979) konnte zeigen, daß ein Teil der Selektivität, die durch den Vergleich von Mageninhalten der Räuber und Bestimmung der Planktonzusammensetzung, über das gesamte Tiefenprofil des Sees gemittelt, bestimmt wurde, durch die ungleiche Verteilung des Zooplanktons in verschiedenen Tiefen und durch die lichtabhängige Einschichtung der Fische während der Nahrungsaufnahme erklärt werden kann.

Neben diesen Faktoren, die weitgehend durch die Umwelt der Fische festgelegt sind, gibt es auch noch Parameter, die in direkter Weise von den Fischen abhängig sind:

(7) **Individuelle** Unterschiede der Präferenzen bei den Fischen (KUCKLENTZ 1975), verursacht z.B. durch Prägung oder Lernprozesse.

(8) **Größe** und **Alter** der Fische. Große Fische bevorzugen große Plankter als Beute; Jungfische haben teilweise andere Fangstrategien als die Adulten (BRAUM 1963), die es ihnen ermöglichen, auch für ihre Größe geeignete, sonst jedoch durch gute Entkommenschancen geschützte Plankter (z.B. Copepoden) zu fressen. Diese Strategien können auch von Art zu Art unterschiedlich sein (Räuber-Typ des "Ambusher" oder "Cruiser").

(9) **Weitere**, zunächst unbekannte, **Faktoren**, z.B. die Art der zentralnervösen Verarbeitung der über das Beuteangebot eingehenden Signale. BOHL (1979) nennt dies die "aktive Selektion der Fische", O'BRIEN (1979) "active choice on the part of the fish". Zu diesen, nach Art und Größe ihres Einflusses vorläufig unbekannten Faktoren muß auch der

Hungerzustand der Fische gerechnet werden; möglicherweise werden Fische mit zunehmender Sättigung wählerischer.

Um diese weiteren Faktoren wenigstens teilweise erklären zu können, wurden verschiedene Modelle entwickelt (WERNER und HALL 1974, O'BRIEN et al. 1976). Große Beachtung fand das Apparent-Size-Modell (ASM) von O'BRIEN et al. (1976). Nach diesem Modell wählen die Fische die jeweils scheinbar größere Beute, entsprechend dem Abbild der Beute auf der Fisch-Retina. Modell-Rechnungen bestätigen die in Experimenten gefundene Abhängigkeit der Selektivität von der Beutegröße und der relativen Abundanz der Beute. Die Abhängigkeit von der absoluten Abundanz kann mit dem Modell jedoch nicht nachvollzogen werden (vgl. Daten von GIBSON 1980).

In Versuchen, die O'BRIEN et.al. zu ihrem Modell durchführten, konnten Sonnenbarsche der Gattung **Lepomis** zwischen zwei verschieden großen Daphnien als Beute wählen. Tatsächlich griffen die Fische die scheinbar größere Beute an. Der Versuchsaufbau war jedoch so gewählt, daß die Fische beim Angriff z.T. an der nicht angegriffenen Beute vorbeischwimmen mußten, diese Alternativbeute also wenigstens zu einem Zeitpunkt des Angriffs größer scheinen mußte als die tatsächlich angegriffene Beute. Trotzdem wurde die ursprünglich getroffene Entscheidung des Fisches nicht geändert. Das vorgeschlagene Modell kann also bestenfalls das Verhalten des Fisches beim Beginn des Angriffs erklären. Daher ist dieses Modell nicht allgemein anerkannt, und es bot sich

an, dessen Voraussagen für einheimische Fische zu prüfen, um einen weiteren Beitrag zur Klärung der Frage nach den Mechanismen der Nahrungsselektivität dieser Tiere zu leisten.

Der Hungerzustand der Fische und die Lichtverhältnisse sind im Freiland wichtige Faktoren: BOHL (1979) wies z.B. nach, daß Fische in einem See bei beginnender Dämmerung anfangen zu fressen und während der Sommermonate rasch satt werden; dies geschieht bei sehr niedrigen Beleuchtungsstärken. Licht und Hunger sind in Versuchssituationen aber auch gut manipulierbar. Daher sollten diese Faktoren in die Untersuchungen mit einbezogen werden; besondere Bedeutung kam Experimenten zu, die bei niedrigen Beleuchtungsstärken, ähnlich wie sie für die Zeit des Fressens der Fische im Freiland charakteristisch sind, durchgeführt wurden.

Zwar wurden über die Abhängigkeit der Selektivität von der Beleuchtungsstärke schon einige Arbeiten publiziert (BOHL 1979, JACOBS 1978a), jedoch sind keine Untersuchungen bekannt, in denen der Zusammenhang zwischen besonders geringen Helligkeiten und der Selektivität der Fische geprüft wurde.

Es gibt auch nur wenige Veröffentlichungen (z.B. IVLEV 1961) über den Zusammenhang von Hunger und Selektivität. Daher lag ein weiterer Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit bei der Untersuchung des Einflusses des Hungerzustandes auf die Nahrungsselektivität.

Gleichzeitig bot die Veränderung des Hungerzustandes eine neue Möglichkeit, den Beitrag des Apparent-Size-Modells zur Beutewahl bei Fischen zu prüfen: Ändert sich mit dem Sättigungsgrad auch die Selektivität der Versuchstiere, kann das ASM zurückgewiesen werden, da, wie in der vorliegenden Arbeit gezeigt wird, nach diesem Modell keine Abhängigkeit der Selektivität vom Hungerzustand erwartet werden darf.

Mit dem ASM war es darüber hinaus möglich, eine eventuelle Beziehung zwischen der Lichtintensität und der Selektivität der Fische zu prüfen.

Für das ASM ist die Distanz, bei der ein Fisch ein Beutetier angreift ("Reaktionsdistanz"), ein wichtiger Parameter. Bisherige Publikationen über die Reaktionsdistanzen geben entweder keine genauen Angaben über die verwendeten Beleuchtungsstärken (WERNER und HALL 1974, CONFER und BLADES 1975) oder die Untersuchungen wurden bei sehr hohen Beleuchtungsstärken durchgeführt (KETTLE und O'BRIEN 1978); in wenigen Fällen wurde der Zusammenhang zwischen Helligkeit und Reaktionsdistanz geprüft (CONFER et al. 1978, VINYARD und O'BRIEN 1976). Dabei ergab sich stets eine Abnahme der Reaktionsdistanzen bei verminderten Beleuchtungsstärken. Keiner der Autoren, die die Reaktionsdistanzen für Modellberechnungen verwendeten, prüfte jedoch, ob diese Distanzen a priori mit dem ASM verträglich sind. Diese Prüfung war deshalb eine weitere Fragestellung in dieser Arbeit.

Im einzelnen interessierten bei den Untersuchungen die Fragen,

- ob das von O'BRIEN et al (1976) entwickelte Apparent-Size-Modell (ASM) auch für Elritzen zutrifft,

- ob die verwendeten Elritzen (**Phoxinus laevis**) bei der Beuteselektion überhaupt eine Abhängigkeit von der Beleuchtungsstärke und vom Hungerzustand zeigen,

- welche Rolle insbesondere niedrige Lichtintensitäten für die Selektivität der Fische und ihre Interessendistanzen spielen,

- ob eventuell vorhandene Unterschiede der Selektivität bei verschiedenen Lichtbedingungen und Hungerzuständen durch das ASM erklärt werden können.

Dazu sollten zunächst als ein wichtiger Parameter des ASM die Reaktionsdistanzen der Fische zur Beute bei verschiedenen Beleuchtungsstärken ermittelt werden. Dies diente zwei Zielen: Zum einen ist eventuell allein aus den so gewonnenen Daten (ohne Wahlmöglichkeit) eine Aussage über die erwartete Selektivität der Fische in Wahlversuchen möglich.

Zum anderen stand zur Debatte, ob die experimentell ermittelten Reaktions- bzw. "Interessen"-Distanzen, die hieraus bestimmbaren Öffnungswinkel der Beute für die Fische ("Interessenwinkel") sowie die gefundene Selektivität mit dem ASM im Einklang oder im Widerspruch stehen. Eine mögliche Strategie für die Nahrungsauswahl besteht darin, bei Hunger **alle** angetroffenen Beutetiere anzugreifen bzw. zu fressen, und erst bei zunehmender Sättigung größen-

spezifisch zu selektieren. Bei der Anwendung des Apparent-Size-Modells schien es zunächst möglich, daß mit abnehmendem Hunger der Versuchsfische auch ihre "Interessendistanz", bis zu der Beutetiere angegriffen werden, abnimmt, und allein durch diese abnehmende Distanz unterschiedliche Selektivitäten sowohl bei abnehmendem Hunger als auch bei sinkenden Lichtintensitäten erklärt werden könnten.

Zur Klärung dieser Fragen wurden zwei Ansätze gewählt: Einerseits wurde mit einem eigenen Rechenmodell das ASM simuliert; verschiedene Parameter, insbesondere die Reaktionsdistanzen der Fische bzw. ihre Interessendistanzen wurden verändert und ihr Einfluß auf die Selektivität der Modellfische getestet. Dies sollte einer Simulation verschiedener Beleuchtungsstärken bzw. unterschiedlicher Hungerzustände entsprechen. Andererseits wurden mit Elritzen Versuche durchgeführt, bei denen im Lauf des Versuchs der Hunger der Versuchstiere abnahm: in einer Versuchsreihe veränderte sich durch das Fressen der Fische das Beuteangebot, in einer zweiten Serie wurden die gefressenen Beutetiere ersetzt (konstantes Beuteangebot).

Ein weiterer wichtiger Aspekt der vorliegenden Arbeit besteht darin, das Größenunterscheidungsvermögen der Fische und dessen Nutzung beim Fressen zu testen. Zwar sind schon sehr lange Versuche zur diesbezüglichen physiologischen Kapazität der Fische bekannt (z.B. über Größenunterscheidung (MEESTERS 1940/1941), Sehvermögen (BRUNNER 1934/1935) u.a.), diese Fähigkeiten wurden z.T. auch bei der Beuteauswahl

geprüft (KRAMER 1979), diese Arbeiten erforderten aber stets ein vorherjehendes Training der Versuchstiere. In den im folgenden beschriebenen Versuchen konnten die Fische ihre Größenwahl jedoch ohne dieses Training treffen, was der Situation im Freiland besser entspricht.

2. Material und Methoden

2.1 Versuchstiere

2.1.1 Fische

Als Versuchstiere wurden Elritzen (Phoxinus laevis) gewählt, weil diese in einheimischen Gewässern häufig zu finden sind, und weil schon mehrere Arbeiten zum Wahlverhalten dieser Fische veröffentlicht wurden (z.B. JACOBS 1978a, JACOBS 1978b, JACOBS 1979, KRAMER 1979).

Die verwendeten Elritzen stammten aus der Isar bei München und hatten eine Gesamtlänge von 5 bis 7 cm. Sie wurden bei 20 Grad Celsius Wassertemperatur und einem 12/12-Stunden Hell-Dunkel-Rhythmus einzeln im Labor gehalten.

Bei Experimenten mit hungrigen Fischen mußten die Versuchstiere vor Versuchsbeginn mindestens 24 hungern; für die Versuche, bei denen satte Fische verwendet werden sollten, wurde den Fischen vor Versuchsbeginn ein Gemisch aus Tubifex, Trockenfutter oder Daphnien für ca. 15 Minuten angeboten. Dies bewirkte eine ausreichende Sättigung der Ver-

suchstiere; die Fütterung erfolgte nicht im Versuchsaquarium, sondern in einem Becherglas.

Die Fische wurden an eine Versuchssituation gewöhnt, indem sie an mehreren aufeinanderfolgenden Tagen in das jeweilige Versuchsbecken gesetzt und dort gefüttert wurden; das Futter bestand aus einem Daphniengemisch. Nach dem Füttern wurden die Tiere wieder aus dem Versuchsaquarium entnommen.

Bei allen Versuchen betrug die Wassertemperatur 20 Grad Celsius.

2.1.2 Wasserflöhe

Die verwendeten Daphnien (**Daphnia pulex**) stammten aus einer Laborzucht. Sie wurden bei 20 Grad Celsius gehalten und mit einer Algensuspension täglich gefüttert; diese Fütterung unterblieb 2 Tage vor einem Versuch, sodaß ihr Darm nicht mehr grün gefärbt war und somit weitgehend eine gleichmäßige Transparenz der Beutetiere gewährleistet war. Für die Versuche wurden nur Tiere verwendet, die normale Aktivität und äußerliche Unversehrtheit zeigten.

2.2 Experimente

2.2.1 Reaktions- bzw. Interessen-Distanzen der Fische

Zur Bestimmung der Reaktionsdistanzen wurden Blitzen bei

insgesamt 5 verschiedenen Beleuchtungsstärken in einem gleichmäßig von oben beleuchteten Plexiglasaquarium Daphnien verschiedener Größe zum Fressen angeboten. Das Aquarium hatte bei den Beleuchtungsstärken 360 und 32 lux einen Querschnitt von 0,20 m x 0,15 m und eine Länge von 2,5 m. Bei den anderen untersuchten Beleuchtungsstärken (ca. 0, 0,16 und 6 lux) wurde ein Plexiglasaquarium mit der Größe 43 cm x 30 cm x 20 cm (B x H xT; Füllhöhe 23 cm) verwendet. Zur Beleuchtung wurden jeweils Leuchtstoffröhren benutzt; die Aquarien wurden mit Opalglas abgedeckt, um ein gleichmäßiges Streulicht zu gewährleisten. Die Beleuchtungsstärke wurde jeweils direkt unter dem Aquarium gemessen.

Nach einer Eingewöhnungszeit für die Fische von ca. einer Stunde wurden Daphnien mit Kopf-Rumpf-Längen von 0,9 bis 2,7 mm einzeln durch ein Glasrohr in das Versuchsbecken gegeben. Um eine Dressur der Fische auf eine bestimmte Stelle des Aquariums oder auf das Einfüllen selbst zu vermeiden, wurden jeweils zwei Glasrohre, von denen nur eines eine Daphnie enthielt, gleichzeitig durchspült.

Zur Registrierung wurden zwei verschiedene Methoden verwendet: Bei 360 und 32 lux wurde die Entfernung, aus der eine Daphnie von einer Elritze angegriffen wurde, mit einer Kamera registriert. Der Beobachter betätigte den Auslöser, wenn er einen Angriff des Fisches erkannte. Fehlbilder (kein Angriff) wurden nicht in die Auswertung einbezogen, auch wenn eine deutlich erkennbare Zuwendereaktion des Fisches zur Daphnie registriert wurde. In das Bildfeld

wurde stets ein Maßstab einbezogen, sodaß auf den Negativen der Abstand Fischauge-Daphnie ausgemessen werden konnte. Um Parallaxenfehler zu vermeiden, wurden nur solche Angriffe ausgewertet, bei denen die Angriffsachse rechtwinklig zur Beobachtungsrichtung verlief. Die verwendeten Schwarzweißfilme waren Agfapan 400 und Kodak Recording.

Schon nach wenigen Versuchen ergab sich, daß die Daphnien aus höchstens 10 cm Entfernung angegriffen wurden. Hinzu kam, daß aus aufnahmetechnischen Gründen (Nachführung der Kamera, Auflösungsvermögen des Filmmaterials) die horizontale Bildweite auf maximal 45 cm beschränkt werden mußte. Daher wurde ein 45 cm langer Abschnitt des 2,5 m langen Aquariums abgetrennt, in dem die Experimente durchgeführt wurden.

Diese Registriereinrichtung konnte jedoch nur bei höheren Beleuchtungsstärken befriedigende Ergebnisse liefern. Deshalb wurde für Versuche bei den Beleuchtungsstärken 6 lux, 0,16 lux und "0 lux" (s.u.) zur Aufzeichnung eine Videoanlage verwendet. Diese Videoanlage bot außer der höheren Lichtempfindlichkeit auch den Vorteil der besseren zeitlichen Auflösung als das zuvor beschriebene System. Die eingesetzte Daphnie wurde mit der Videokamera verfolgt, der Versuchsablauf mit einem Videorecorder aufgezeichnet. Nach einem registrierten Angriff des Fisches wurde zur Entfernungsermittlung an der Stelle des Aquariums, an der der Angriff stattgefunden hatte, ein Maßstab gefilmt. Nach mehrmaliger Wiedergabe der Aufnahme konnte der Moment, in

dem der Angriff des Fisches begann (erkennbar durch Zuwendereaktion), durch Betätigen der Standbildtaste des Recorders festgehalten werden. Die Bestimmung der Reaktionsdistanz erfolgte durch Messungen auf dem Fernsehschirm, der ebenfalls aufgenommene Maßstab ermöglichte eine Festlegung der Distanz in Zentimetern.

Bereits bei 6 lux war es erforderlich, zusätzlich eine Infrarot-Lichtquelle zu verwenden, um eine auswertbare Bildqualität zu erzielen. Als Lichtquelle diente daher zusätzlich eine Glühlampe (250 W) mit hohem Rot- und Infrarot-Anteil, die das Aquarium von der Seite bestrahlte. Deren Licht wurde durch Filterglas RG 830 der Fa.Schott gefiltert. Dieser Filter hat eine steile Absorptionskante und absorbiert bei 830 nm noch 50 % der eingestrahlten Energie. Unterhalb 750 nm beträgt die Absorption nahezu 100 % (Abb. 1). Darauf abgestimmt hatte die Bildröhre der verwendeten Fernsehkamera eine erweiterte IR-Empfindlichkeit (Empfindlichkeitsmaximum bei 750 bis 800 nm, Wellenlängen bis 1000 nm werden für die Aufzeichnung ausgenutzt); daher waren auch Aufnahmen bei sehr geringen Lichtintensitäten im sichtbaren Bereich und Beobachtungen bei Beleuchtungsstärken, bei denen zu erwarten ist, daß die Versuchsfische nichts mehr erkennen können: POWERS und FASTER (1978) konnten mit elektrophysiologischen Methoden am Goldfisch (**Carassius auratus**) zeigen, daß bei längerwelligem Licht (>700 nm) nur noch 0,0001 % der maximalen Empfindlichkeit (bei ca. 530 nm) vorhanden war. DARTNALL et al. (1961) (zitiert nach DARTNALL 1962) wiesen nach, daß bei Scardinius

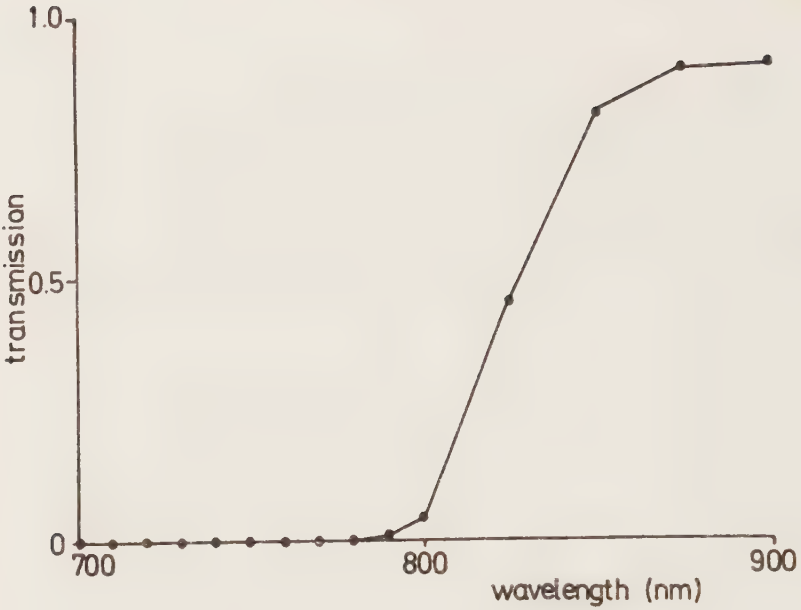


Abbildung 1:

Relative spektrale Transmission des für die Videoaufnahmen verwendeten Filters RG 830 (Schott, Mainz)

erythrophthalmus bereits bei Wellenlängen oberhalb 650 nm keine Veränderung der Sehpigmente durch einfallendes Licht mehr stattfand.

Die Leistung der Glühlampe wurde mit einem Dimmer geregelt; es wurde stets nur so viel zusätzliches IR-Licht erzeugt, wie zur Erzielung eines auswertbaren Fernsehbildes unbedingt notwendig war.

Für die Experimente bei "0 lux" wurde nur die IR-Beleuchtung eingeschaltet. Bei dieser Beleuchtung wurde auch die Beleuchtungsstärke gemessen. Das zur Messung der Beleuchtungsstärken verwendete Selen-Photoelement weist laut Werksangaben zwischen 700 und 730 nm noch ca. 2,5 % seiner maximalen Empfindlichkeit auf. Bei diesen Wellenlängen liegt die relative spektrale Transmission des verwendeten Filters RG 830, ebenfalls nach Werksangaben, unter 0,001 %. Wenn die seitlich angebrachte Infrarot-Lichtquelle direkt (also Meßinstrument zum IR-Strahler gerichtet) gemessen wurde, zeigte das Meßgerät bis zu 9 lux an, bei der Messung des IR-Streulichts (Meßinstrument unter dem Aquarium, nach oben gerichtet) noch 0,35 lux. Für den Beobachter ist aber trotz Dunkeladaption bei diesen Beleuchtungsverhältnissen nichts erkennbar. Deshalb, und wegen der Verwendung des Filterglases, das nur Licht mit Wellenlängen passieren läßt, die die Fische vermutlich nicht mehr wahrnehmen, wurde für die beschriebene Beleuchtungsanordnung der Wert der Beleuchtungsstärke zu "0 lux" gesetzt.

Um die Vergleichbarkeit der beiden Methoden zur

Ermittlung der Reaktionsdistanzen der Fische nachzuprüfen, wurde mit der Videoanlage auch eine Versuchsserie bei 400 lux durchgeführt. Die "Kameramethode" wurde simuliert, indem bei der ersten Wiedergabe der Aufzeichnung die Standbildtaste betätigt wurde, wenn der Beobachter den Beginn des Angriffs erkannte. Dabei ergaben sich Unterschiede zwischen den beiden Methoden, die vermutlich darauf beruhen, daß bei der Kameramethode durch die Reaktionszeit des Beobachters zu kleine Werte für die Reaktionsdistanz der Fische ermittelt werden. Die Unterschiede liegen auf alle Fälle nicht in einer unterschiedlichen Ansprechzeit der verwendeten Aufnahmesysteme: Wurde mit beiden Systemen versucht, eine Stoppuhr bei einer bestimmten Zeigerstellung aufzunehmen (entspricht bei der Videoanlage dem Betätigen der Standbildtaste bei der Wiedergabe der Aufzeichnung), so betrug die Verzögerung bei beiden Methoden 0,2 s.

Als mittleres Verhältnis der mit den beiden Methoden ("Kamera", "Video") ermittelten Reaktionsdistanzen ergibt sich ein Faktor von 2,6 (Standardfehler: 0,29): mit diesem Faktor wurden für die Auswertung die Werte der Versuchsserien bei 360 lux und 32 lux multipliziert, um die Vergleichbarkeit der mit den verschiedenen Verfahren gewonnenen Daten sicherzustellen.

2.2.2 Versuche mit unterschiedlichem Hungerzustand der Fische

2.2.2.1 Selektivität hungriger und satter Fische ohne Beuteersatz

Ein Aquarium mit ca. 20 l Inhalt (Größe ca. 43 x 20 x 30 cm, B x T x H, Einfüllhöhe ca. 25 cm) wurde mit schwarzem Karton so verkleidet, daß Licht einer Leuchtstoffröhre nur diffus von oben, durch eine Milchglasscheibe gestreut, einfallen konnte. Die Beleuchtungsstärke im Aquarium betrug ca. 400 lux.

Die Versuchsdauer war in Vorversuchen so bestimmt worden, daß nur ca. 20 - 50 % des ursprünglichen Beuteangebots gefressen wurden.

Nachdem der Fisch sich im Versuchsaquarium ca. eine Stunde einjewöhnen konnte, wurden zu Versuchsbeginn 25 Daphnien mit Kopf-Rumpf-Länge 1 mm und 80 Daphnien der KR-Länge 2 mm zujegeben; das Verhalten des Fisches wurde während des Versuches mit der Videoanlage überwacht. Die Versuchsdauer schwankte zwischen 15 min und 120 min; sie wurde durch das Verhalten des Fisches festgelegt. War der Fisch inaktiv, wurde eine längere Versuchsdauer gewählt als wenn der Fisch aktiv oder unruhig durch das Aquarium schwamm. Im letzteren Fall wurden entweder in relativ kurzer Zeit verhältnismäßig viele Daphnien gefressen oder aber der Fisch nahm überhaupt keine Nahrung auf, evtl. bedingt durch Nervosität oder sonstige Störungen.

Nach Versuchsende wurde der Fisch aus dem Versuchsaquarium entnommen, die verbleibenden Daphnien wurden ausgezählt.

2.2.2.2 Selektivität von zu Versuchsbeginn hungrigen Fischen mit Ersatz der gefressenen Beute

Als Versuchsaquarium wurde das bereits im Abschnittt 2.2.2.1 beschriebene Becken verwendet. Zum Beobachten wurde ein Sehschlitz in der Verkleidung freigelassen. Zwei dünne Glasrohre, die durch die schwarze Verkleidung geführt wurden und ca. 3 cm über der Wasseroberfläche jeweils ca. 5 cm vom seitlichen Beckenrand entfernt endeten, ermöglichten jederzeit das Zugeben von Daphnien in das Aquarium.

Ein Fisch wurde in hungrigem Zustand in das Versuchsbecken gegeben. Nach ungefähr 1 Stunde Eingewöhnungszeit wurden über eines der beiden Glasrohre 25 große und 80 kleine Daphnien zugegeben (Kopf-Rumpf-Längen 2 mm und 1 mm). Ein Beobachter registrierte auf einem Zeitmarkenschreiber Attacken und Freßvorgänge. Nach jeweils zwei als gefressen registrierten großen Daphnien wurden drei neue große Daphnien durch ein Glasrohr in das Versuchsbecken gefüllt; beim Nachfüllen der Daphnien wurde unregelmäßig zwischen den beiden Glasrohren abgewechselt, sodaß keine Gewöhnung der Versuchsfische an einen Einfüllort erfolgen konnte. Für die kleinen Daphnien erfolgte der Ersatz mit drei neuen kleinen

Daphnien bereits nach einer Beobachtung eines Freßvorgangs. Diese Zahlen hatten sich in Vorversuchen ergeben, in denen nach Versuchsende eine Bilanz gezogen wurde aus als gefressen registrierten und zu Beginn sowie während des Versuches zugegebenen Zooplanktern. Daraus konnte ein "Nicht-Beobachtungskoeffizient" ermittelt werden: Offensichtlich wurden wegen der schwierigen Beobachtungsverhältnisse (Lichtbedingungen -nur 400 lux-, Abstand des Beobachters vom Aquarium, Größe der beobachteten Objekte, Bewegung von Fisch und Beute) nicht alle Freßvorgänge registriert, so daß für das Nachfüllen ein Korrekturfaktor eingeführt werden mußte. Diese Korrektur gewährleistete mit ausreichender Zuverlässigkeit ein konstantes Beutegemisch während der Hauptversuche.

Die nachzufüllenden Daphnien waren bereits vor Versuchsbeginn in kleine Reagenzgläser abgefüllt worden. Daher war es möglich, die Daphnien rasch zu ersetzen. Trotzdem gab es bisweilen kürzere Versuchsabschnitte (vor allem zu Beginn), in denen der Fisch schneller fraß als nachgefüllt werden konnte.

Die Versuchsfische hielten sich nicht vorwiegend an der Einfüllstelle auf, sondern schwammen während des Versuchs meist im Versuchsbecken umher, was als Zeichen dafür gewertet wurde, daß keine Dressur auf die Einfüllstellen stattgefunden hatte.

Der Versuch wurde beendet, wenn der Fisch mindestens 15 Minuten keine weitere Daphnie gefressen hatte oder der

vorbereitete Vorrat an Röhrchen mit großen und kleinen Daphnien aufgebraucht war. Die Zahl dieser Röhrchen wurde nach Vorversuchen so gewählt, daß eine deutliche Sättigung des Versuchsfisches bei Versuchsende zu erwarten war.

Unmittelbar nach Versuchsende wurde der Fisch aus dem Becken entnommen, das Wasser gefiltert und die verbleibenden Daphnien gezählt. In den meisten Fällen ergab sich eine gute Übereinstimmung mit den erwarteten Häufigkeiten von 25 großen und 80 kleinen Daphnien. Im Mittel wurden ca. 4 kleine Daphnien zuwenig, 0,5 große Daphnien zuviel gefunden; die größten beobachteten Abweichungen betrugen 11 kleine Daphnien zuviel und 5 große Daphnien zuwenig.

Aufgrund des zeitlichen Verlaufs des Fressens lassen sich eventuelle Selektionsverschiebungen während des Ablaufs eines Versuches dokumentieren (vgl. Abschnitt 4, Hungerdefinitionen, und Ergebnisse).

Für die Auswertung wurde die Anzahl der gefressenen Einzeltiere in "kalorische Äquivalente" umgerechnet, indem über die bekannten Kopf-Rumpf-Längen der eingesetzten Daphnien die Volumenverhältnisse abgeschätzt wurden. Setzt man voraus, daß der Energiegewinn, den ein Fisch durch die Aufnahme einer Daphnie erzielt, proportional dem Volumen der gefressenen Daphnie ist, dann ist der "Gewinn" durch das Fressen einer 2 mm großen Daphnie das Achtfache des Energiegewinns, der beim Fressen einer 1 mm großen Daphnie erzielt wird. Dabei wurde angenommen, daß sich die Volumina wie die dritten Potenzen der entsprechenden Kopf-Rumpf-Längen ver-

halten. Zahlen, die GIBSON (1980) über die Kopf-Rumpf-Längen und die Trockengewichte von Daphnien angibt, unterstützen diese Angaben: Aus GIBSON's Daten läßt sich nachweisen, daß der Quotient der dritten Potenzen der Längenangaben recht gut dem Quotienten der Trockengewichte entspricht. Daher wurde das "kalorische Äquivalent" einer kleinen Daphnie zu 1 gesetzt, das einer großen zu 8. Mit diesen Werten wurde die Zahl der gefressenen Daphnien multipliziert und danach ebenfalls eine Regressionsanalyse durchgeführt.

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1 Versuchsergebnisse

3.1.1 Versuche ohne Wahlmöglichkeit: Ermittlung der Reaktionsdistanzen und Interessenwinkel

In diesen Versuchen wurden hungrigen Elritzen einzelne Daphnien zum Fressen angeboten; die Entfernung, aus der der Versuchsfisch angriff, wurde registriert. Aus diesen Interssendistanzen konnte der zugehörige Öffnungswinkel berechnet werden.

3.1.1.1 Ermittlung der Reaktionsdistanzen

Die Abbildungen 2 - 5 zeigen die ermittelten Reaktionsdistanzen bei den verwendeten Beleuchtungsstärken 0,16, 6, 32 und 360 lux. Für "0 lux" (nur schwaches IR-Licht) konnten bei keinem der Fische Zuwendereaktionen oder Angriffe beobachtet werden.

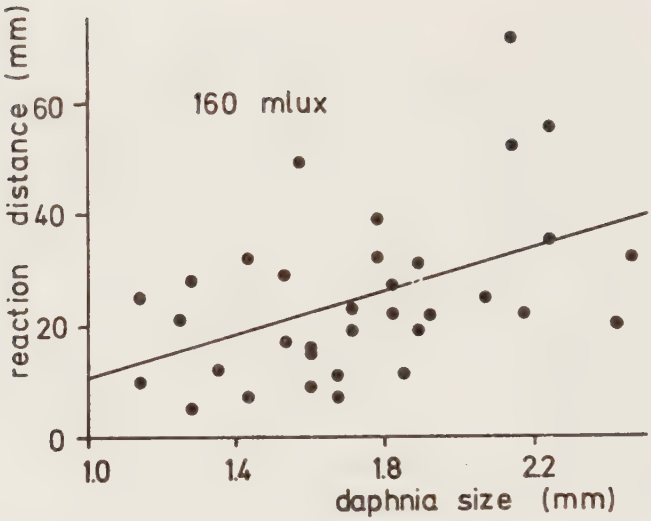


Abbildung 2:

Reaktionsdistanzen der Fische bei 160 mlux. Die eingezeichnete Regressionsgerade ist mit $p < 1\ \%$ signifikant ($r = 0{,}46$).

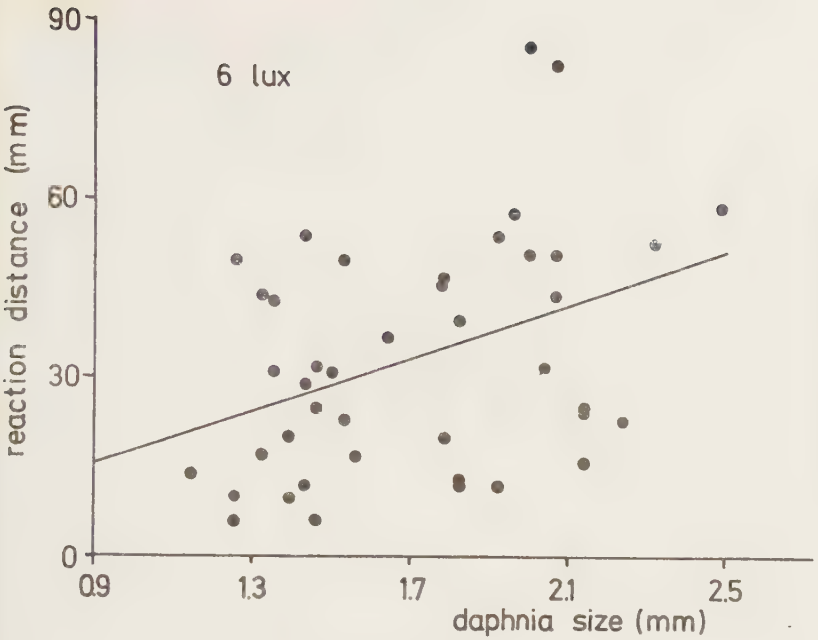


Abbildung 3:

Reaktionsdistanzen der Fische bei 6 lux. Die eingezeichnete Regressionsgerade ist mit $p < 1$ % signifikant ($r = 0{,}40$).

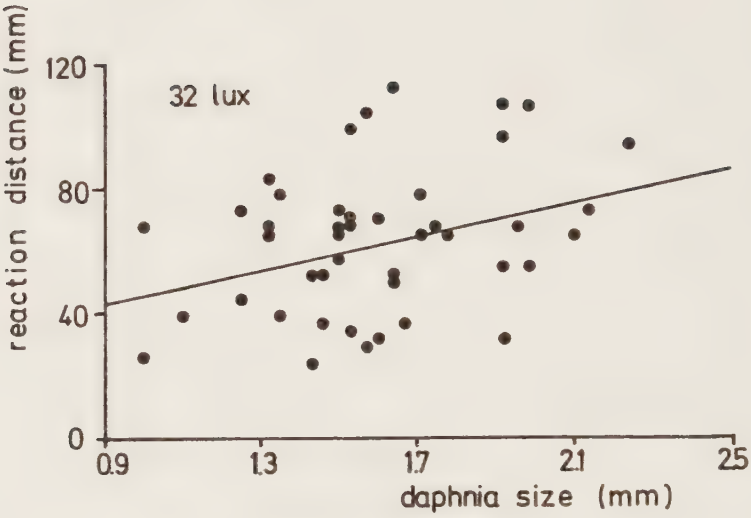


Abbildung 4:

Reaktionsdistanzen der Fische bei 32 lux. Die eingezeichnete Regressionsgerade ist mit $p < 1$ % signifikant ($r = 0{,}34$).

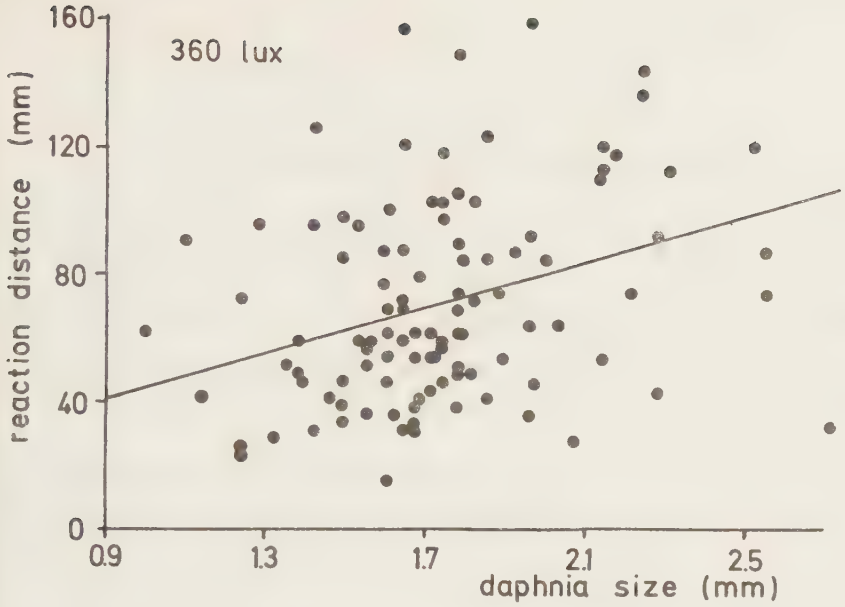


Abbildung 5:

Reaktionsdistanzen der Fische bei 360 lux. Die eingezeichnete Regressionsgerade ist mit $p < 1$ % signifikant ($r = 0{,}38$).

Zwei wichtige Ergebnisse können festgehalten werden:

1. Aus den Abbildungen ist einerseits zu ersehen, daß die Reaktionsdistanz mit der Beutegröße zunimmt. Die Steigungen sind bei allen Beleuchtungsstärken signifikant (Tabelle 1), lassen sich allerdings voneinander nicht signifikant absichern.

2. Zum anderen ist die durchschnittliche Reaktionsdistanz positiv mit der Beleuchtungsstärke korreliert (durchschnittliche Daphniengröße in allen Versuchsreihen etwa gleich 1,7 mm). Dieser Zusammenhang ist in Abb. 6 dargestellt. Wie zu erwarten, nähert sich die Reaktionsdistanz mit steigender Beleuchtungsstärke einem Sättigungswert (vermutlich zwischen 70 und 80 mm) an.

Beide Ergebnisse sind zu erwarten, wenn die Reaktionsdistanz ein Korrelat der Wahrnehmungsdistanz ist. Allerdings dürfte die Reaktionsdistanz auch noch von anderen Parametern abhängen, man könnte vielleicht eher von einer "Interessen-Distanz" sprechen.

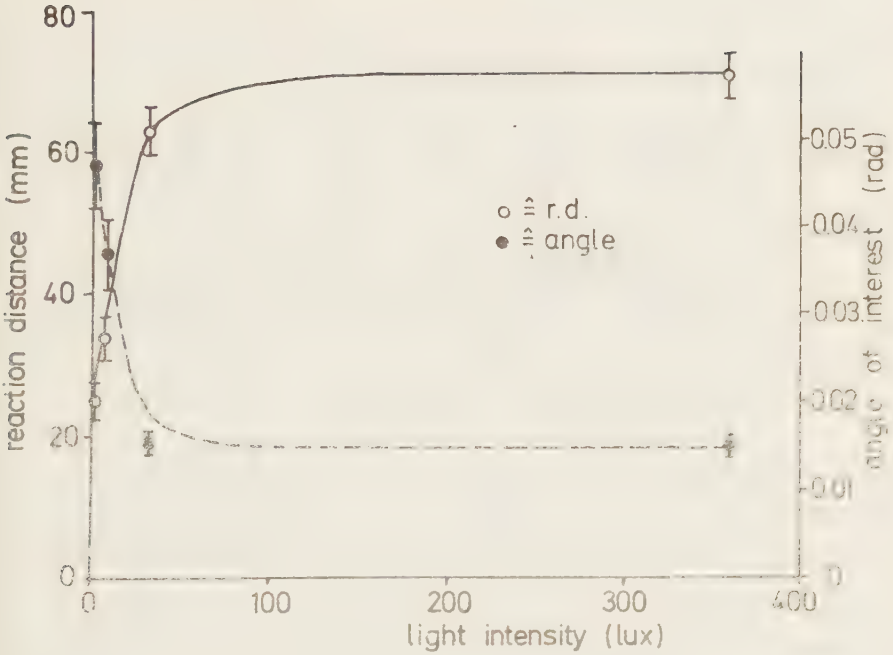


Abbildung 6:

Beziehung zwischen der Beleuchtungsstärke und den durchschnittlichen Werten für Reaktionsdistanz (r.d., offene Kreise) und Interessenwinkel (gefüllte Punkte) der Fische. Eingetragen sind jeweils Mittelwert ± Standardfehler. Kurven nach Augenmaß eingezeichnet.

Tabelle 1

Reaktionsdistanzen der Fische in Abhängigkeit von Beleuchtungsstärke und Daphniengröße

0,160 lux	RD=19,4 x DGR − 8,7	r=0,46	p< 1%	n= 34
6 lux	RD=22,7 x DGR − 5,2	r=0,40	p< 1%	n= 42
32 lux	RD=27,4 x DGR + 18,1	r=0,34	p< 5%	n= 46
360 lux	RD=37,7 x DGR + 6,3	r=0,38	p<0,1%	n=109

Für alle Werte zusammengenommen ergibt sich:
RD=28,2 x DGR + 7,8 r=0,29 p<0,1% n=231
Wird eine partielle Korrelation durchgeführt und der Einfluß der Beleuchtungsstärke ausgeschaltet, ergibt sich der partielle Korrelationskoeffizient zu r=0,28, p<0,1%.

RD, Reaktionsdistanz; DGR, Daphniengröße; n, Versuchsumfang
Alle Angaben in Millimeter

Offensichtlich besteht eine Interaktion zwischen dem Einfluß der Beleuchtungsstärke und dem Einfluß der Beutegröße: Die Korrelation zwischen dem Logarithmus der Beleuchtungsstärke und den Steigungen für die in Tabelle 1 genannten Regressionsgeraden ist mit $p < 5\ \%$ signifikant ($r = 0{,}93$). Noch besser wird diese Beziehung, wenn die Werte der Steigungen ebenfalls logarithmiert werden ($r = 0{,}97$, $p < 0{,}2\ \%$). Das bedeutet: je besser die Lichtbedingungen, desto deutlicher ist die Unterscheidung zwischenn großen und kleinen Daphnien bezüglich der Interessendistanz. Eine Darstellung hierzu findet sich in Abb. 7.

Aus den experimentell gewonnenen Daten für die Reaktionsdistanzen läßt sich abschätzen, welche Selektivität der Fische in Wahlversuchen zu erwarten sein könnte: Die Reaktionsdistanz für 2 mm große Daphnien beträgt (bei 360 lux) 82 mm, die für 1 mm große Daphnien 44 mm (aus den Angaben der Tabelle 1). Nimmt man ein kugelförmiges In-

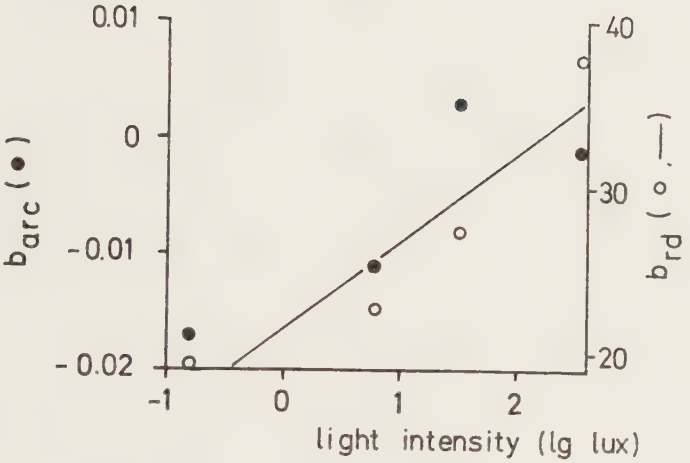


Abbildung 7:

Beziehung zwischen dem Logarithmus der Beleuchtungsstärke (Abszisse) und den Steigungen der Regressionsgeraden der Beziehung zwischen Daphniengröße und Reaktionsdistanzen (b_{rd}, Kreise, durchgezogene Linie, rechte Ordinate; Regressionsgerade mit $p < 2$ % signifikant, r=0,97) und den Steigungen der Regressionsgeraden der Beziehung zwischen Daphniengröße und Öffnungswinkel (b_{arc}, gefüllte Punkte, linke Ordinate; Beziehung nicht signifikant, r=0,86, $p > 7$ %).

teressenvolumen um einen im Wasser stehenden Fisch an, so müßten sich die Mortalitäten der Daphnien wie die dritten Potenzen der Reaktionsdistanzen der jeweiligen Größenklassen verhalten, unabhängig von der relativen Abundanz der Größenklassen. Bei der Annahme eines zylinderförmigen Interessenraumes (um einen kontinuierlich schwimmenden Fisch) sollte das Verhältnis in etwa den Quadraten der Reaktionsdistanzen entsprechen. Die sich ergebenden Zahlenwerte sind 6,5 (Kugel) und 3,5 (Zylinder). Unter genauer Anwendung des ASM (doppelte Reaktionsdistanzen für doppelte Daphniengröße) ermitteln sich die Verhältnisse der Mortalitäten zu 8 (Kugel) und 4 (Zylinder). Wie im Abschnitt 3.1.2.2 ausgeführt wird, lag der tatsächlich beobachtete Wert jedoch bei 13,1. Dies kann als Indiz dafür gewertet werden, daß durch die Reaktionsdistanzen allein die Selektivität der Fische nicht erklärt werden kann und auch als Hinweis dafür, daß das ASM ebenfalls als Erklärung nicht ausreicht.

3.1.1.2 Ermittlung der Öffnungswinkel

Aus den Distanzen wurde für jeden Einzelwert der zugehörige Öffnungswinkel errechnet, mit dem die Elritze die Daphnie zum Zeitpunkt des Angriffbeginns wahrgenommen hatte. Diese Winkel sind in den Abbildungen 8-11 für die genannten Beleuchtungsstärken dargestellt. Die Steigungen und Achsenabschnitte der aus diesen Daten berechneten Regressionsgeraden sind in der Tabelle 2 zusammengefaßt.

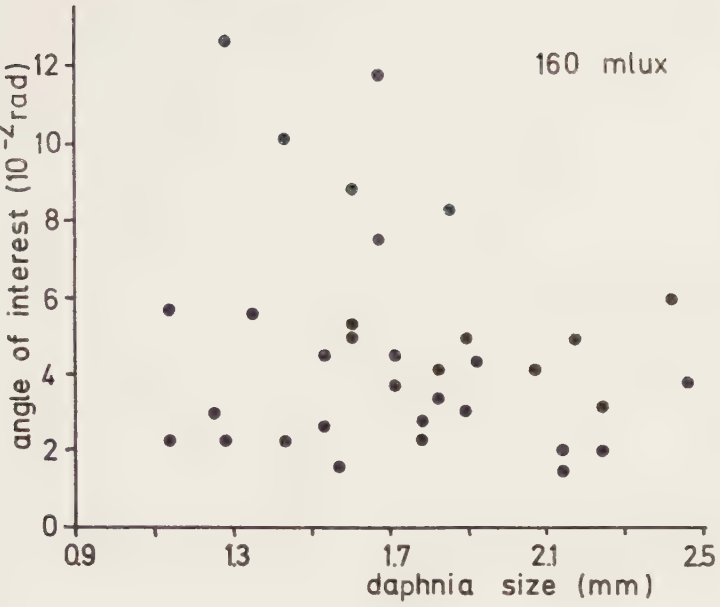


Abbildung 8:

Sehwinkel (Interessenwinkel), unter dem die Daphnien zum Zeitpunkt des Angriffbeginns vom Fisch gesehen wurden, in Abhängigkeit von der Daphniengröße. Beleuchtungsstärke 0,16 lux.

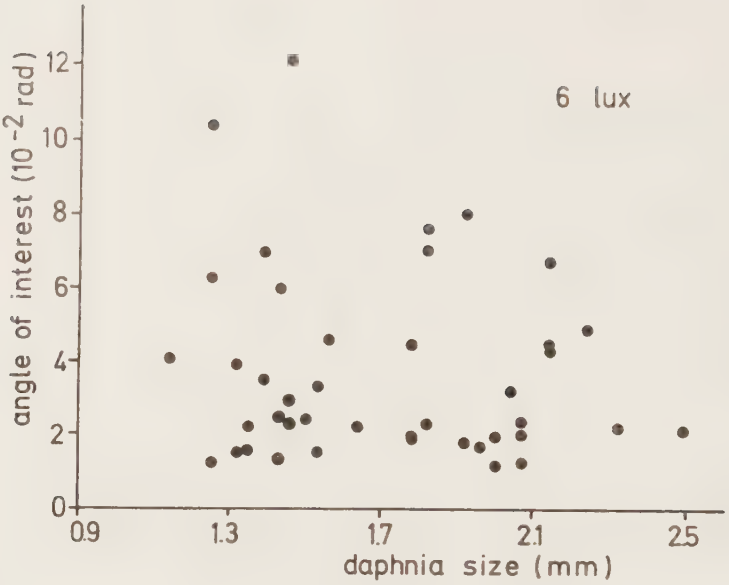


Abbildung 9:

Sehwinkel (Interessenwinkel), unter dem die Daphnien zum Zeitpunkt des Angriffbeginns vom Fisch gesehen wurden, in Abhängigkeit von der Daphniengröße. Beleuchtungsstärke 6 lux.

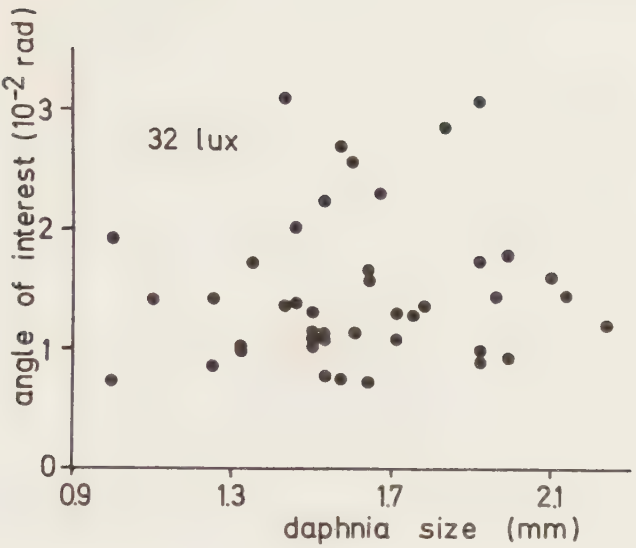


Abbildung 10:

Sehwinkel (Interessenwinkel), unter dem die Daphnien zum Zeitpunkt des Angriffbeginns vom Fisch gesehen wurden, in Abhängigkeit von der Daphniengröße. Beleuchtungsstärke 32 lux.

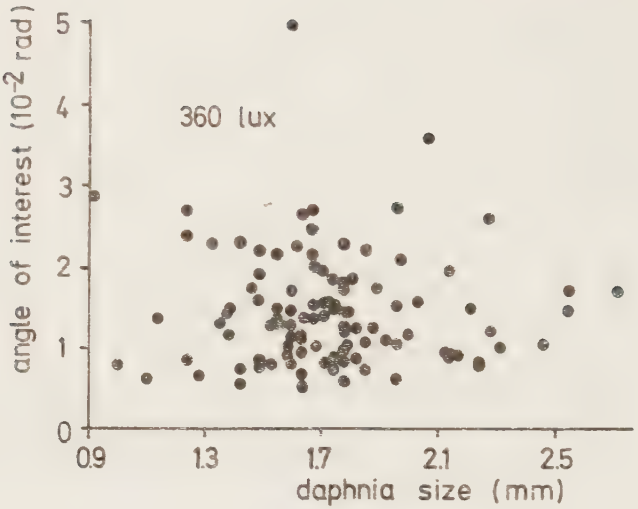


Abbildung 11:

Sehwinkel (Interessenwinkel), unter dem die Daphnien zum Zeitpunkt des Angriffbeginns vom Fisch gesehen wurden, in Abhängigkeit von der Daphniengröße. Beleuchtungsstärke 360 lux.

Tabelle 2

"Interessenwinkel" der Fische in Abhängigkeit von Daphniengröße und Beleuchtungsstärke

0,160 lux	ARC=0,08 − 0,017 x DGR	r=−0,21	n = 34
6 lux	ARC=0,06 − 0,011 x DGR	r=−0,14	n = 42
32 lux	ARC=0,01 + 0,003 x DGR	r=+0,12	n = 46
360 lux	ARC=0,02 − 0,001 x DGR	r=−0,05	n = 109

Alle Daten zusammengenommen:

ARC=0,03 − 0,003 x DGR r=−0,05 n = 231

Auch hier ergibt eine partielle Korrelation (Einfluß der Beleuchtungsstärke eliminiert) keine prinzipiellen Änderungen: r = −0,05, p > 10 %.

ARC, Winkel in Radiant; DGR, Daphniengröße in Millimeter (Absolutbetrag ohne Einheit); n, Versuchsumfang
Keine der angeführten Regressionsgeraden ist signifikant (p>10%)

Zwischen dem Öffnungswinkel, unter dem eine Daphnie beim Angriff gesehen wird, und der Größe der Daphnie konnte keine signifikante Beziehung ermittelt werden (vgl. Tab.2).

Vergleicht man die Winkel verschieden großer Beutetiere bei gegebener Beleuchtungsstärke (Abb. 8-11), so ergibt sich zunächst kein deutlicher Zusammenhang. Zwar ist bei drei Beleuchtungsstärken (0,16, 6 und 360 lux) eine Abnahme des Winkels mit der Daphniengröße nahegelegt, jedoch war bei keinem Luxwert die Beziehung zwischen Winkel und Beutegröße signifikant (Tab. 2).

Abbildung 12 zeigt die Häufigkeitsverteilungen der Winkel bei den vier Beleuchtungsstärken. Aus dieser Abbildung ist ersichtlich, daß ein negativer Zusammenhang besteht zwischen dem durchschnittlichen "Interesse-Winkel" und der Beleuchtungsstärke. Eine Darstellung dazu findet sich in

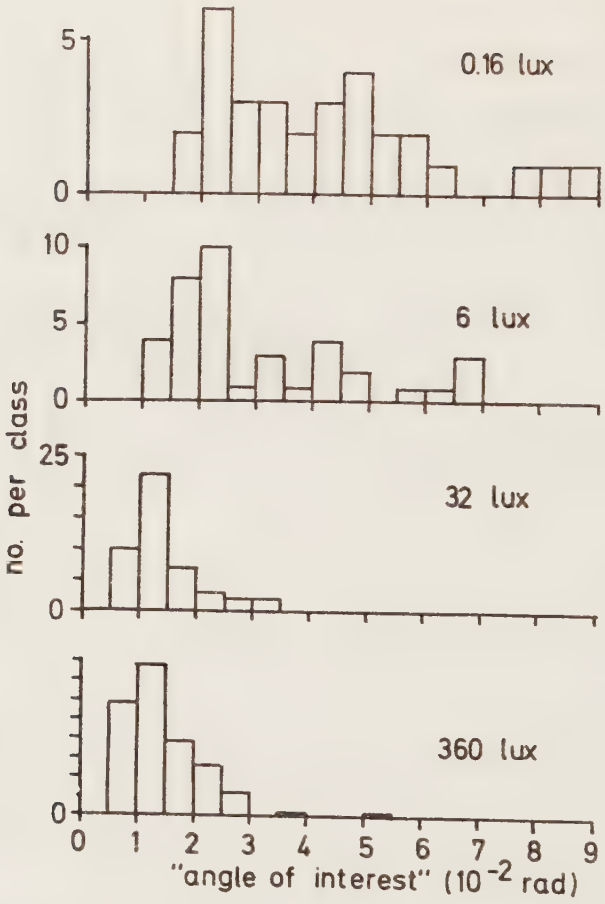


Abbildung 12:

Häufigkeiten der beobachteten Interessenwinkel bei verschiedenen Beleuchtungsstärken

Abbildung 6. Diese Beziehung ist plausibel, wenn man annimmt, daß der Winkel eine Funktion der lichtabhängigen Sehschärfe ist. Von besonderem Interesse sind die Minimalwinkel bei einer gegebenen Beleuchtungsstärke, sie reflektieren gewissermaßen die kleinste Größe des Beutebildes auf der Retina, bei der noch ein Angriff des Fisches ausgelöst wird. Auch für sie gilt der gleiche Zusammenhang wie für die Durchschnittswerte, sie sind jeweils signifikant voneinander verschieden (Mann-Whitney-U-Test, p immer < 1 %; Vergleich der niedrigsten 10 % des jeweiligen Stichprobenumfangs, p immer < 5 %). Wenn man von jeder Beleuchtungsstärke nur die drei kleinsten Winkelwerte benutzt, so ergibt sich eine hochsignifikante Abnahme des Winkels mit zunehmender Beleuchtungsstärke ($r=-0,82$, $p<0,1\%$).

Die Korrelation zwischen dem Logarithmus der Beleuchtungsstärke und den Steigungen der Regressionsgeraden in Tabelle 2 liegt nahe an der Signifikanzgrenze ($r=0,85$, $p<8\%$). Die Einzelwerte sind in Abb. 7 dargestellt. Diese Beziehung kann man auch so formulieren: Je weniger Licht, umso stärker ist die Abnahme des Interessenwinkels mit zunehmender Daphniengröße; damit ist auch das Interesse an großen Daphnien stärker, und daraus kann man die Erwartung ableiten, daß größere Daphnien bei hohen Helligkeiten weniger stark selektiert werden als bei geringen Beleuchtungsstärken. Dies stünde im Widerspruch zum ASM (vgl. Abschnitt 3.2).

Aus Abb. 13 ist erkennbar, daß die aus den Regressionsge-

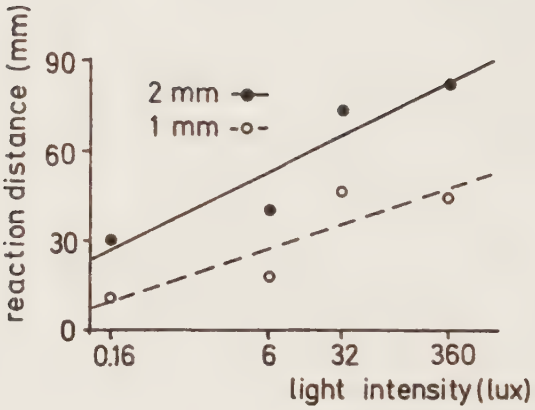


Abbildung 13:

Reaktionsdistanzen für die Daphniengrößen 1 mm und 2 mm, aus den Regressionsgeraden der Tabelle 1 für verschiedene Beleuchtungsstärken (logarithmische Darstellung) berechnet. Die eingezeichnete Gerade für die Daphniengröße 2 mm ist mit $p \leq 5\ \%$ signifikant; die Irrtumswahrscheinlichkeit für die Gerade der 1 mm großen Daphnien (gestrichelte Linie) ist kleiner als 6 %.

raden der Tabelle 1 berechenbaren Reaktionsdistanzen für die Daphniengrößen 1 mm und 2 mm in Abhängigkeit vom Logarithmus der Beleuchtungsstärke linear zunehmen. Sie tun dies jedoch nicht so, wie es unter Beachtung des ASM zu erwarten wäre, denn für eine Verdopplung der Reaktionsdistanzen für die Daphniengröße 1 mm ergibt sich bei der entsprechenden Beleuchtungsstärke keine Verdopplung der Reaktionsdistanzen für die 2 mm großen Daphnien.

Entsprechendes (vgl. Abb.14) gilt bei Betrachtung der Öffnungswinkel. Diese wurden für die Darstellung in Abb. 14 aus den Geradengleichungen der Tabelle 2 ermittelt; mit zunehmender Beleuchtungsstärke nimmt der für die 1 mm großen Daphnien maßgebliche Winkel stärker ab, als es nach dem ASM vorhersagbar ist (die halbe Daphniengröße würde nach ASM auch den halben Winkel bedeuten). Einschränkend gilt jedoch, daß die in Abb. 14 gezeigten Geraden nicht signifikant sind, die Irrtumswahrscheinlichkeiten liegen mit p=5,1% (2 mm) und mit p=5,7% aber sehr nahe an der Signifikanzgrenze.

Die oben formulierte Beziehung, daß mit zunehmender Beleuchtungsstärke das relative Interesse für große Daphnien abnimmt, wird also auch durch die Abbildungen 13 und 14 nahegelegt.

Richten sich die Angriffe der Fische lediglich nach der Größe des Beutebildes auf der Retina, wie es dem Apparent-Size-Modell entsprechen würde, dann dürfte es keine solchen Korrelationen zwischen "Interesse-Winkel" und Beutegröße und

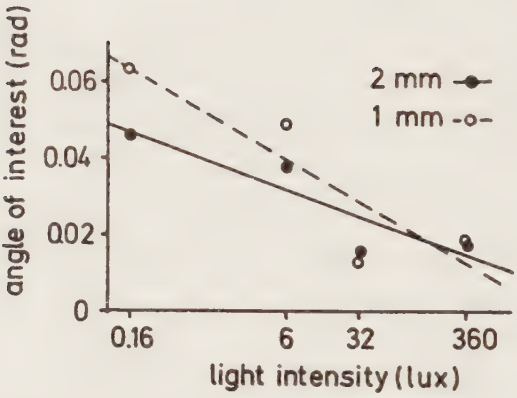


Abbildung 14:

Interessenwinkel für die Daphniengrößen 1 mm und 2 mm, aus den Regressionsgeraden der Tabelle 2 für verschiedene Beleuchtungsstärken berechnet (logarithmische Darstellung der Beleuchtungsstärke). Die Irrtumswahrscheinlichkeiten für die eingezeichneten Geraden betragen 5,7 % (1 mm; gestrichelte Linie) und 5,1 % (2 mm; durchgezogene Linie).

auch keine Zusammenhänge zwischen der Beleuchtungsstärke und den Steigungen der Regressionsgeraden für die Beziehung zwischen Daphniengröße und Reaktionsdistanz oder Öffnungswinkel geben. Allenfalls wäre eine Korrelation zwischen der Beleuchtungsstärke und den entsprechenden Ordinatenabschnitten zu erwarten (dies entspräche bei jeder Beleuchtungsstärke verschiedenen, aber für eine einzelne Helligkeit konstanten Öffnungswinkeln); gerade diese Korrelation ist aber nicht signifikant. Richten sich die Fische jedoch auch nach der realen Beutegröße, so kann man erwarten, daß größere Daphnien bei einem kleineren Öffnungswinkel angegriffen werden als kleine Daphnien. Der signifikante Unterschied der Regressionskoeffizienten für 0,16, 6 und 360 lux und die angedeuteten Tendenzen bei 0,16 und 6 lux könnten in dieser Richtung interpretiert werden. Daß Elritzen absolute Beutegröße erkennen und diese Fähigkeit prinzipiell auch in ihre Beutewahl einfließen lassen können, ist in Versuchen anderen Aufbaus, mit vorhergehendem Training der Fische, von KRAMER (1979) bereits nachgewiesen worden.

3.1.2 Versuche mit Wahlmöglichkeit

3.1.2.1 Selektivität hungriger und satter Fische ohne Beuteersatz

In diesen Versuchen wurde hungrigen und satten Fischen ein Gemisch aus großen und kleinen Daphnien angeboten. Nach Versuchsende wurden die verbleibenden Daphnien ausgezählt;

daraus wurde ermittelt, wieviel Daphnien jeder der zwei Größenklassen ein Fisch gefressen hatte.

Hungrige Fische fraßen bei einer Versuchsdauer von maximal 12 Minuten bis zu 51 Daphnien, satte Fische dagegen bei einer Versuchsdauer von bis zu 120 min nur höchstens 43 Daphnien. Die mittlere Versuchsdauer betrug bei satten Fischen 52 min, bei hungrigen Fischen 5 min. Aus diesen Daten läßt sich grob abschätzen, daß hungrige Fische ungefähr 4,25, satte Fische dagegen nur 0,36 Daphnien pro Minute (also nur 1/10 des Wertes für hungrige Fische) aufnahmen. Im Mittel wurden von satten Fischen während eines Versuches 13,6 Daphnien, von hungrigen Fischen dagegen 31,5 Daphnien gefressen (also etwa 13,5 bzw. 30 % des Angebotes). Diese Zahlen belegen, daß die hungrigen Fische tatsächlich hungrig und die satten Fische tatsächlich satt (im Sinne der Definition I, vgl. Abschnitt 3.1.2.2.a) waren.

Zum Vergleich der beiden Versuchsreihen wurde für jeden Versuch der Selektivitätsindex L (nach STRAUSS 1979) berechnet. L vergleicht die relative Abundanz der großen Daphnien im Aquarium (p) und im Magen der Fische (r): L = r - p. Bei keinerlei Selektion ist L = 0, positive Werte zeigen Präferenz der Fische für große Daphnien an. L entspricht einem nicht-standardisierten Ivlev-Index (IVLEV 1961). Bei einem Versuchsumfang von 17 Versuchen für hungrige und 18 Versuchen für satte Fische ergab sich kein signifikanter Unterschied der Mittelwerte der beiden Wertegruppen (Tab. 3 und Abb. 15). Auffallend ist aber die starke Streuung der

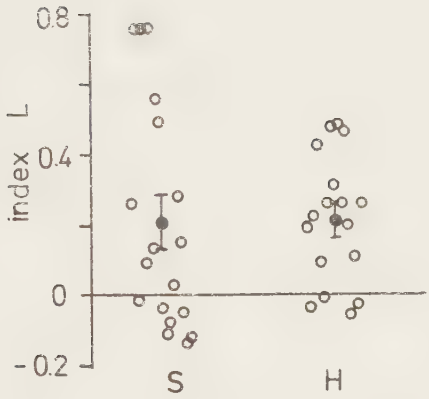


Abbildung 15:

Selektivitätsindices L für hungrige (H) und satte (S) Fische. Quadrate und Balken entsprechen Mittelwerten mit Standardfehler. Um eine bessere Übersichtlichkeit zu erreichen, wurden die Einzelpunkte jeder Gruppe etwas auseinander gezeichnet. Versuche ohne Ersatz der gefressenen Beute.

Werte bei satten Fischen, sie ist signifikant höher als bei hungrigen Fischen; satte Fische zeigten sowohl die höchsten als auch die niedrigsten Selektionsindices ($p < 5\%$).

Eine mögliche Erklärung für diese Unterschiede könnte darin bestehen, daß satte Fische weniger aktiv sind und nur gelegentlich nach einer zufällig vorbeischwimmenden Beute schnappen. Ein entsprechendes Verhalten der Versuchstiere wurde zwar nicht beobachtet, kann jedoch nicht völlig ausgeschlossen werden.

Tabelle 3

	"hungrig"	"satt"
Versuchsumfang n	17	18
Mittelwert für L	0,22	0,21
Standardabweichung	0,16	0,34

Wie in der Einleitung bereits erwähnt, war es möglich, daß sich bei abnehmendem Hunger des Fisches sein Interessenradius verringert. Dies wäre beispielsweise mit einer abnehmenden Motivation des Fisches zu erklären, auch weiter entfernte Beuteobjekte anzugreifen. Wird andererseits eine strenge Befolgung des Apparent-Size-Modells angenommen und werden daher für die Modellberechnungen Reaktionsdistanzen verwendet, die von gleichen Öffnungswinkeln für große und kleine Daphnien ausgehen, dann sind, entsprechend Abb. 23 (Seite 66), keine Unterschiede der Selektivität für satte und hungrige Fische zu erwarten, wenn "satt" und "hungrig" unterschiedliche Interessendistanzen oder besser: unterschiedliche Öffnungswinkel für ein Interesse des Fisches

bedeuten sollen.

Die Versuche wurden bei 400 lux ausgeführt. Die gefundenen Selektionswerte liegen im gleichen Bereich, der sich gemäß dem ASM für 360 lux ergibt, unabhängig davon, ob für die verwendeten Beutegrößen unterschiedliche oder gleiche Öffnungswinkel angenommen werden.

Dies könnte ein Indiz dafür sein, daß das ASM ein zu grobes Modell darstellt, das auf Veränderung wichtiger Parameter (hier z.B. der Reaktionsdistanzen) zu wenig reagiert.

Die eben beschriebenen Versuche widerlegen also nicht das ASM, d.h. die Hypothese, daß Fische ihre Beute nach der Bildgröße auf ihrer Retina wählen. Andererseits muß berücksichtigt werden, daß für die Berechnung der L-Werte ungenaue Voraussetzungen angenommen wurden. Als relative Abundanz der großen Daphnien im Aquarium wurde nämlich der Anfangswert zur Ermittlung von L verwendet; diese relative Abundanz verändert sich aber aufgrund der Versuchsanordnung während eines Versuchs nicht unerheblich. Daher müssen die Ergebnisse der Versuche ohne Ersatz der gefressenen Beute unter Vorbehalt betrachtet werden. Außerdem ist es möglich, daß wegen der großen Streuung bei satten Fischen eine tatsächlich vorhandene Differenzierung nicht nachweisbar ist.

Wegen der soeben beschriebenen Einschränkungen wurden in einem anderen Versuchsansatz durch sofortigen Ersatz der gefressenen Daphnien die relativen und absoluten Abundanzen

der Beutetiere konstant gehalten. Die Ergebnisse dieser Experimente werden im folgenden behandelt.

3.1.2.2 Selektivität von zu Versuchsbeginn hungrigen Fischen mit Ersatz der gefressenen Beute

a. Überlegungen zur Wahl der geeigneten Hungerdefinition

Im Laufe der Versuchsauswertung ergaben sich verschiedene Möglichkeiten, Hunger zu definieren. Diese Definitionen führten teilweise zu widersprüchlichen Ergebnissen. Daher soll hier kurz auf diese verschiedenen Hungerdefinitionen eingegangen werden.

Die Definitionen I und II berücksichtigen nur die aktuellen Freßraten, basieren also auf Merkmalen des momentanen Freßverhaltens, während die Definitionen III und IV auf die Freßvorgeschichte des Fisches eingehen.

Hunger I nenne ich die momentane **Pickrate**, also die **Anzahl** pro Zeiteinheit aufgenommener Daphnien.

Bei dieser Definition bleibt jedoch unberücksichtigt, daß abhängig von der Zahl der aufgenommenen **großen** oder **kleinen** Daphnien die Energieaufnahme des Fisches sehr unterschiedlich sein kann, auch bei gleicher Pickrate. Daher wird als **Hunger II** die kalorische Aufnahme pro Zeiteinheit (zum Beispiel pro Minute), ein energetisch gesteuertes Verhaltensmerkmal, eingeführt. Zur Berechnung der kalorischen Aufnahme siehe Methodenteil.

Beide Definitionen sagen jedoch nichts über die Vorgeschichte des Fisches bezüglich der Futteraufnahme aus, sind also relativ indirekte Verhaltens-Indices für den tatsächlichen Hungerzustand des Fisches.

Als weitere Definitionen für Hunger wurden die Anzahl der bis zu einem bestimmten Zeitpunkt aufgenommenen Daphnien (Hunger III; dieser Wert wird jeweils der anschließenden Versuchsminute bzw. Freßperiode zugeordnet) und, entsprechend der Definition II, die bis zu einem bestimmten Zeitpunkt aufgenommene Energie (ebenfalls dem nachfolgenden Versuchsintervall zugeordnet) als Hunger IV gewählt.

Die Definitionen II und III haben deutliche Nachteile: Es soll der Einfluß des Hungers auf die Selektivität geprüft werden, die Definition II weist aber selbst einen direkten Bezug zur jeweiligen Selektivität des Fisches auf (aufgenommene Energiemenge bei gleicher Pickrate umso größer, je stärker große Beutetiere selektiert werden). Definition III sagt zwar etwas über die Verhaltensvorgeschichte aus, diese muß aber nicht vollständig mit der tatsächlichen Sättigung gekoppelt sein. Hingegen läßt sich Hunger I als Verhaltensindikator, der relativ gute Rückschlüsse auf die aktuelle Freß-Motivation des Versuchstieres erlaubt (hier gehen allerdings auch Faktoren wie Streß, Müdigkeit u.a., nicht nur Hunger, ein), verwenden.

Den direktesten Bezug zum physiologischen Sättigungszustand dürfte Hunger IV aufweisen; einschränkend gilt jedoch, daß die im Methodenteil erwähnte Berechnung des Energiege-

winns natürlich nur eine sehr grobe Näherung für den in optimal-foraging-Ansätzen verwendeten Nettogewinn sein kann, da der Energieaufwand des Räubers für Beutesuche, -angriff etc. nicht berücksichtigt wurde.

Die Definitionen I und IV liefern somit die besten Anhaltspunkte für den tatsächlichen Hungerzustand des Fisches: Während Def. I mehr das aktuelle Verhalten beschreibt, gibt Def. IV relativ zuverlässige Auskünfte über die bisherige Nahrungsaufnahme, normiert auf Energiemengen. Es sollte betont werden, daß die Definitionen dieser beiden Hungerbegriffe voneinander unabhängig sind.

b. Ergebnisse der Experimente

1. Abnahme des Hungers

Ziel dieser Versuche war, durch eine geeignete Vesuchsanordnung im Verlauf jedes Versuches eine meßbare Veränderung des "Interesses" der Fische zu bewerkstelligen, zugleich aber den Nachteil der ersten Versuchsreihe (die Verschiebung der Angebotszusammensetzung während des Versuches) zu vermeiden. Die im Lauf eines Versuches zunehmende Sättigung scheint prinzipiell eine gute Methode. Allerdings könnte ein Nachlassen der Fang- oder Freßrate (so wird letztlich ein Nachlassen des "Interesses" definiert bzw. ermittelt) auch ohne "physiologische" Sättigung eintreten, z.B. durch Ermüdung, Frustration etc.

Für den Test des Apparent-Size-Modells ist die eigent-

liche Ursache einer eventuellen Selektionsverschiebung gleichgültig. Sollte diese Verschiebung auftreten, kann dies durch das ASN nicht erklärt werden (s.u.).

Insgesamt wurden 17 Versuche durchgeführt. Die Versuche dauerten bis zu 47 Minuten. In dieser Zeit wurden bis zu 238 große und 66 kleine Daphnien gefressen. Die höchste Aufnahmerate betrug für große Daphnien 45, für kleine Daphnien 27 Tiere pro Minute (korrigierte Werte, s. Methodenteil). Diese Maximal-Werte wurden allerdings in verschiedenen Zeitintervallen nach Versuchsbeginn beobachtet; im gleichen Intervall wurden maximal 51 große und kleine Daphnien pro Minute gefressen. Diese Zahlen traten jeweils in der ersten Versuchsminute auf. Dies und der Nachweis, daß die Freßrate (Daphnien pro Minute), über alle Versuche gemittelt, für die großen und kleinen Daphnien jeweils signifikant mit fortschreitender Versuchslänge abnimmt (kleine Daphnien: $p<5\%$; große Daphnien: $p<1\%$; große und kleine Daphnien $p<0{,}1\%$, $r=-0{,}19$, $n=457$, Abb.16), ist ein gutes Indiz für den abnehmenden Hungerzustand, oder zumindest ein abnehmendes Interesse, der Versuchsfische (Verwendung der Definition I - Pickrate - für Hunger).

Ebenso ging die Zahl der Angriffe auf große Daphnien ($p<1\%$) und auf kleine Daphnien ($p<5\%$), jeweils pro Minute, mit fortschreitender Versuchsdauer signifikant zurück. Auch die Summe der pro Minute aufgenommenen kalorischen Äquivalente nimmt mit fortschreitender Versuchsdauer signifikant ab ($p<0{,}1\%$, $n=457$, $r=-0{,}18$, Abb.17).

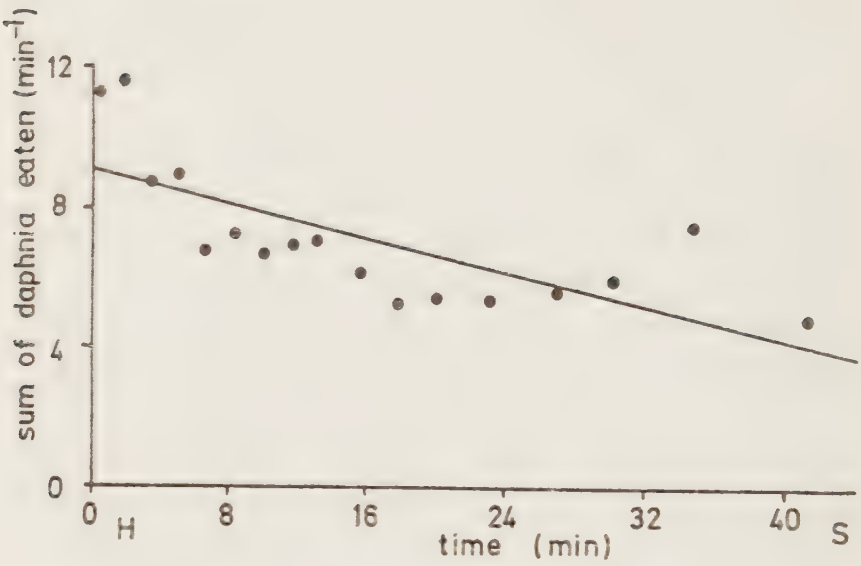


Abbildung 16:

Beziehung zwischen der Versuchsdauer und der Freßrate. Die Einzelpunkte sind Mittelwerte aus jeweils 27 Originaldaten; die Regressionsgerade wurde aus den Urdaten ermittelt und ist mit $p < 0{,}1$ % signifikant ($r = -0{,}19$). Versuche mit Ersatz der gefressenen Beute.

H: Tiere hungrig, Beginn des Versuchs
S: Tiere satt, Ende des Versuchs

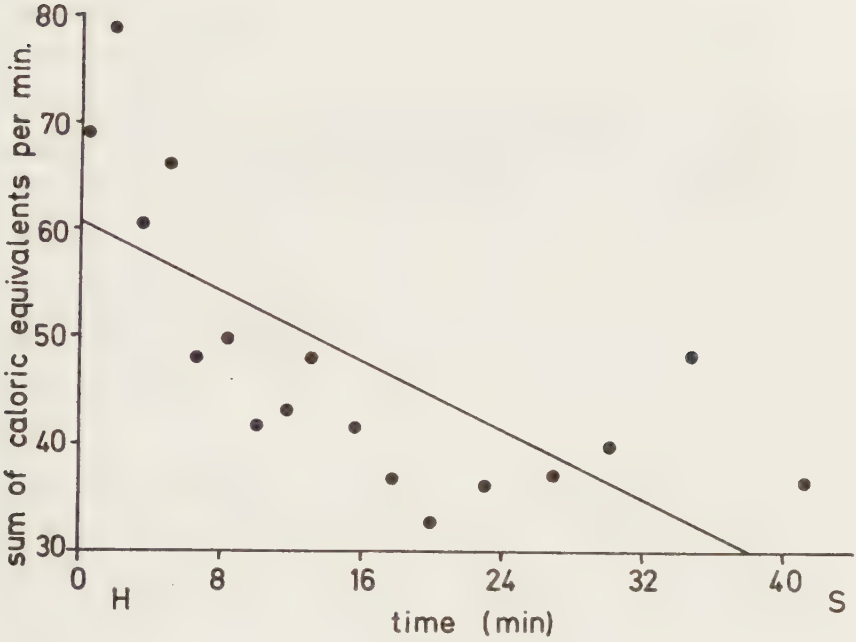


Abbildung 17:

Beziehung zwischen der Versuchsdauer und der Aufnahme kalorischer (energetischer) Äquivalente pro Minute. Die eingezeichneten Punkte stellen Mittelwerte aus jeweils 27 Originaldaten dar; die Regressionsgerade wurde aus den Urdaten ermittelt und ist mit $p < 0{,}1$ % signifikant ($r = -0{,}18$). Versuche mit Ersatz der gefressenen Beute.

H: Tiere hungrig, Beginn des Versuchs
S: Tiere satt, Ende des Versuchs

2. Selektivität

Unter Verwendung der Hungerdefinition I zeigte sich, daß satte Fische große Daphnien stärker selektieren als hungrige Fische dies tun ($p<5\%$, $r=-0,40$, Abb.18). Die Verwendung der Definition IV brachte ein gleichwertiges Ergebnis, auch hier selektieren die satten Fische stärker die großen Daphnien ($p<0,1\%$, $r=0,17$, Abb.19).

Zwei prinzipiell voneinander unabhängige Definitionen von Hunger (I, aktuelle, momentane Pickrate, und IV, vorher aufgenommene Energiemenge) führen also zum gleichen Ergebnis:

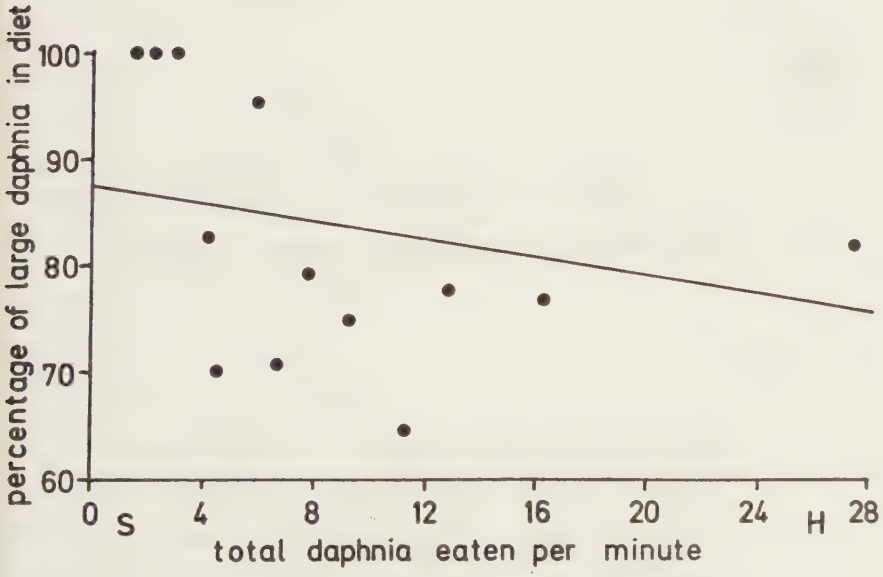
Die Selektivität für große Daphnien nimmt mit zunehmender Sättigung zu, die Fische werden "wählerischer". Wie im Abschnitt 3.2 gezeigt wird, steht dies nicht im Einklang mit dem ASM.

Zur Demonstration der schlechten Eignung der Definition II für Hunger sei noch folgendes angeführt: In der Nahrung von Fischen, die während einer Versuchsminute viel Energie aufnahmen, machten die größeren Daphnien einen höheren Anteil aus als bei Fischen, die wenig Energie aufnahmen. Bezeichnet man Fische, die viel Energie aufnehmen, als hungrig (Def.II), ergäbe sich die zu den obigen Ergebnissen paradoxe Aussage, daß hungrige Fische große Daphnien häufiger auswählen als satte Fische. Dieser scheinbare Widerspruch beruht jedoch einfach darauf, daß eine große Daphnie achtmal so viel Energie bringt wie eine kleine. Nimmt ein

Abbildung 18:

Beziehung zwischen der Anzahl der pro Minute gefressenen großen und kleinen Daphnien und dem prozentualen Anteil großer Daphnien an dieser Gesamtaufnahme. Die Einzelpunkte sind Mittelwerte aus jeweils 29 Urdaten; die eingezeichnete Regressionsgerade wurde aus diesen Urdaten ermittelt und ist mit $p < 0{,}1$ % signifikant ($r = -0{,}40$). Versuche mit Ersatz der gefressenen Beute.

H hungrige Fische, Beginn des Versuchs
S satte Tiere, entsprechend der Definition I von Hunger, vgl. Text Seite 46



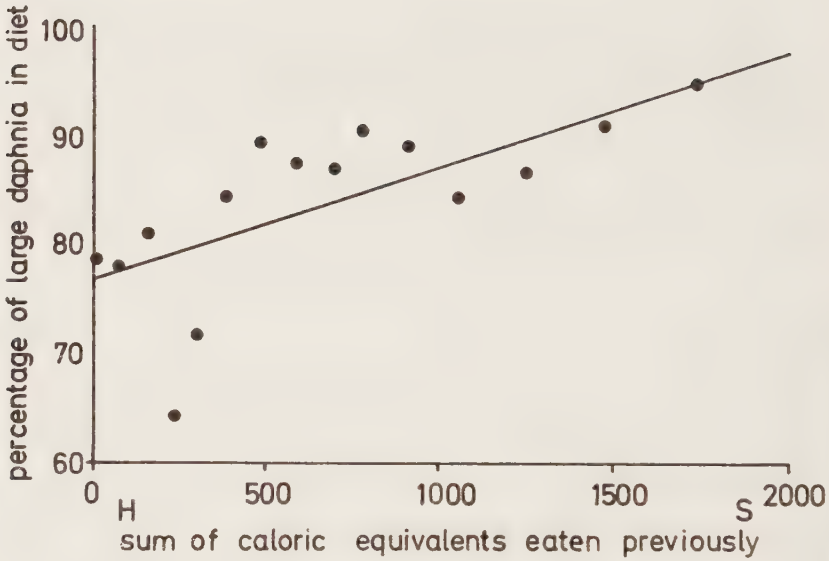


Abbildung 19:

Beziehung zwischen der Summe der bis zu einem bestimmten Zeitpunkt aufgenommenen kalorischen Äquivalente (Abszisse) und dem Anteil der großen Daphnien in der Nahrung des Fisches in der nachfolgenden Minute (Ordinate). Die eingezeichneten Punkte sind Mittelwerte aus jeweils 25 Urdaten.Die eingetragene Regressionsgerade wurde aus den Originaldaten ermittelt und ist mit $p < 0,1$ % signifikant ($r=0,17$). Versuche mit Ersatz der gefressenen Beute.

H hungrige Tiere, Versuchsbeginn
S satte Fische (entsprechend Definition IV von Hunger, vgl. Text Seite 46).

Fisch während einer Versuchsminute viel Energie auf, dann ist es **a priori** wahrscheinlich, daß der Anteil großer Daphnien hoch ist, unabhängig von etwaigen Sättigungszuständen. Zwar ließe sich spekulieren, daß hungrige Fische eine Strategie verfolgen, bei der sie danach trachten, mit möglichst wenig Aufwand möglichst viel Energie aufzunehmen. Dies wäre gewährleistet, wenn bevorzugt größere Daphnien gefressen werden; setzt man voraus, daß Suchzeit, Zeit für die eigentliche Attacke für große und kleine Daphnien annähernd gleich sind und sich nur die "handling time" für große und kleine Daphnien unterscheidet, so dürfte der Nettoenergiegewinn beim Fressen einer großen Daphnie größer sein als bei einer kleinen. Diese Strategie sollte aber auch dann verfolgt werden, wenn der Fisch satt ist; es wäre nicht verständlich, warum satte Fische eine weniger effektive Strategie verfolgen sollten ("wenn schon optimal foraging, dann immer").

Um einen weiteren Vergleich der Versuchsergebnisse mit den Vorhersagen des ASM zu ermöglichen, wurden die Mortalitäten der großen und kleinen Daphnien in der jeweils ersten Versuchsminute verglichen. Die Mortalität lag für die großen Daphnien um den Faktor 13,1 höher als für die kleinen Daphnien. Vergleicht man diesen Wert mit den Daten der Abb. 21 (für das gewählte Verhältnis von 25 großen und 80 kleinen Daphnien ergibt sich ein Verhältnis der Mortalitäten von ca. 10,4:1), so findet man eine Abweichung vom ASM: Große Daphnien werden auch von hungrigen Fischen stärker selektioniert, als es nach dem ASM zu erwarten wäre.

Allerdings sind diese Abweichungen nicht gravierend genug, um das Zutreffen des ASM mit Sicherheit ausschließen zu können. Lediglich die Änderung der Selektivität im Versuchsablauf erlaubt diese Aussage.

3.2 Apparent-Size-Modell und Rechenprogramme zu diesem Modell

3.2.1 Das Modell und Programm I

In den Versuchen zur Ermittlung der Reaktionsdistanzen (Abschnitt 3.1.1) wurden immer nur einzelne Beuteobjekte angeboten, es konnte keine Beutewahl stattfinden. Die Befunde erlauben jedoch Vorhersagen über Wahlergebnisse, wenn man das Apparent-Size-Modell (ASM) von O'BRIEN et al (1976) als Mechanismus der Wahl voraussetzt. Man kann solche Vorhersagen mit gezielten Wahlversuchen vergleichen und so testen, ob sich die Fische ASM-konform verhalten oder nicht.

Als Ausgangsbasis diente das Modell von O'BRIEN, SLADE und VINYARD (1976). Es wurde mit einem PASCAL-Programm an der Rechenanlage CDC Cyber 175 des Leibniz-Rechenzentrums der Bayerischen Akademie der Wissenschaften simuliert. Ein Ausdruck des Programms findet sich im Anhang. Dieser eigene Algorithmus wird im folgenden Programm I genannt.

Die wichtigsten Annahmen des Modells sind: (1) Die Beute ist zufällig verteilt, (2) die Größenklassen der Beute sind unabhängig voneinander verteilt, (3) der Räuber (Fisch) ist

im Modell "durchschnittlichen" Bedingungen (Beutedichte u.ä.) ausgesetzt, (4) es wird ein sphärisches Gesichtsfeld angenommen, das Gesichtsfeld reicht nicht bis zu den Grenzen des Aquariums oder des Gewässers, in dem sich der Fisch aufhält, (5) der Fisch wählt seine Beute so aus, daß stets der Angriff auf die scheinbar größere Beute erfolgt.

Das Modell gibt einen Algorithmus für die Wahrscheinlichkeit, daß ein Beutetier einer bestimmten Größenklasse gefressen wird. Dazu wird zunächst die Wahrscheinlichkeit (1) für das Auftreten eines Beutetiers bestimmter Größe in festgelegter Entfernung vom Räuber ermittelt. Außerdem wird die Wahrscheinlichkeit (2), daß ein Vertreter einer anderen Größenklasse nicht nah genug zum Räuber auftritt, um größer als die erste Beute zu wirken, berechnet. Die Wahrscheinlichkeiten (1) und (2) werden dann miteinander multipliziert, die Produkte für alle Distanzen von Null bis zur Reaktionsdistanz für die erste Beute werden integriert (3). Diese Integrale werden in Wahrscheinlichkeitten verwandelt, indem die Integrale für alle Größenklassen summiert (4) werden; die Summme (4) wird zu 100 % gesetzt (= Wahrscheinlichkeit für das Fressen irgendeiner Beute). Division eines Integrals (3) durch die Summe (4) ergibt die Wahrscheinlichkeit dafür, daß ein Vertreter einer bestimmten Größenklasse gefressen wird.

Durch eine Zufallsentscheidung - entsprechend den für die einzelnen Größenklassen festgelegten Wahrscheinlichkeiten - wird festgelegt, welche Größenklasse um einen Vertreter

verringert wird (Freßvorgang). Mit den neuen Häufigkeiten wird der Rechenvorgang wiederholt; der Programmlauf wird beendet, wenn eine Größenklasse die Häufigkeit Null erreicht.

Die wichtigsten Parameter, die in die Modell-Rechnungen eingebracht werden, sind die Größenklassen der Beutetiere, die dazu ermittelten Reaktionsdistanzen sowie das Volumen des Aquariums, in dem Test-Versuche durchgeführt wurden. Durch Veränderungen dieser Parameter konnten verschiedene Fragestellungen überprüft werden.

3.2.2 Tests des Algorithmus

Zur Verifizierung des Programms I wurden die Daten aus O'BRIEN et al (1976) benutzt. Es ergab sich eine Darstellung, die der Abbildung 3 in der zitierten Arbeit entsprach. Damit schien der von mir programmierte Algorithmus korrekt zu sein.

Für eine weitere Absicherung des Programms wurden aber auch Daten, die GIBSON (1980) unter Verwendung seines Algorithmus für das ASM gefunden hatte, nachgerechnet. Dabei zeigte sich, daß bei für das Freiland realistischen Beutedichten die Ergebnisse von GIBSON und mir übereinstimmten, daß hingegen bei sehr hohen Beutedichten, die für das Freiland sehr unrealistisch sind (400 oder 1000 Daphnien/l), die Ergebnisse der Modell-Läufe nicht mit den von GIBSON veröffentlichten Angaben übereinstimmten.

Weitere Untersuchungen zeigten, daß die Aussagen des Modells von den jeweils gewählten "Schrittweiten" abhingen. Die Größe der Schritte entspricht im Modell der Dicke der Kugelschale, für die die Wahrscheinlichkeit berechnet wird, mit der ein Beutetier einer bestimmten Größenklasse in festgelegter Entfernung auftritt und ein Vertreter der anderen Größenklasse nicht nah genug zum Räuber auftritt, um größer zu wirken. Die Werte von GIBSON für hohe Beutedichten waren mit meinem Programm nur dann zu erzielen, wenn genügend kleine Schrittweiten für die Modellrechnungen verwendet wurden.

Eine Prüfung des ursprünglichen Programms ergab keine offensichtlichen mathematischen Fehler des Algorithmus, die die unterschiedlichen Vorhersagen bei unterschiedlichen Schrittweiten und sehr hohen Beutedichten erklären würden. Über ähnliche Befunde bezüglich der Schrittweite berichtet aber auch EGGERS (1982).

Ich bat daher verschiedene Autoren, die bereits eigene Algorithmen entwickelt hatten (R.GIBSON, R.HELLER, N.A. SLADE), um Überlassung ihrer Programme. Nach Übersetzung der mir zugesandten FORTRAN-Programme in PASCAL konnte geprüft werden, ob auch bei anderen Algorithmen ein Einfluß der Schrittweite auf die Modellergebnisse feststellbar war.

3.2.3 Programm II

Ein von mir in PASCAL übersetztes FORTRAN-Programm von

SLADE (pers. Mitt.; Programm II) ergab, im Gegensatz zu meinem ursprünglich verwendeten Programm I, nur bei extrem hohen Beutedichten eine sehr geringe Abhängigkeit der Ergebnisse von der Schrittweite. Ich prüfte deshalb, ob sich bei der von mir verwendeten Beutedichte die beiden Modell-Programme unterschieden. Dazu wurden die oben erwähnten Berechnungen mit dem neuen Programm nochmals durchgeführt. Wie die Abbildung 20 zeigt, sind bei den gewählten Beutedichten keine wesentlichen Unterschiede zwischen den verschiedenen Programmen feststellbar, sodaß die mit dem ersten Modell (I) gewonnenen Ergebnisse (Abschnitt 3.2.4) verläßlich erscheinen. Für die anderen Untersuchungen wurde dennoch das neue Programm (II) benützt.

3.2.4 Bestimmung der optimalen Beutezusammensetzung

Um die günstigsten Bedingungen für einen Vergleich zwischen Modell und Versuch zu ermitteln, wurde zunächst mit Hilfe des Modells nach denjenigen relativen und absoluten Abundanzen gesucht, die bei vertretbarem Experimentieraufwand annähernd vergleichbare Wahrscheinlichkeiten für die Mortalität der zu verwendenden Größenklassen ergaben. Das war auch erforderlich, um die statistische Auswertung zu erleichtern.

Als Modell-Objekte wurden zwei Alternativgrößen gewählt, die auch für Versuche leicht in größeren Mengen beschaffbar waren, nämlich Daphnien mit 1 bzw. 2 mm Kopf-Rumpf-Länge. Die Berechnungen wurden zunächst für 360 lux durchgeführt.

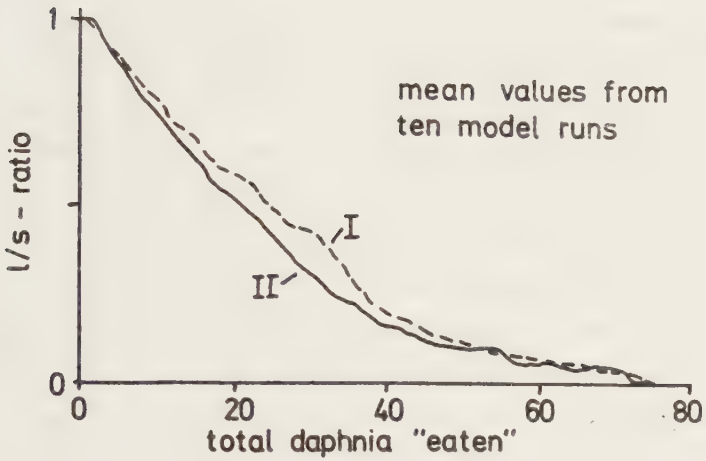


Abbildung 20:

Beziehung zwischen der Anzahl der bereits gefressenen Daphnien (Abszisse) und dem Verhältnis von großen (2 mm) und kleinen (1 mm) Daphnien, die noch im Aquarium sind (Ordinate). Der Abstieg der Kurven demonstriert die Präferenz der Fische für große Daphnien.

Das Ausgangsverhältnis von großen zu kleinen Daphnien (25 zu 80 Tiere) wurde auf 1 normiert.

Es handelt sich um durch zwei verschiedene Computerprogramme (I und II) simulierte Werte unter der Annahme des ASM und unter Verwendung der experimentell ermittelten Werte für die Reaktionsdistanzen bei 360 lux.

Unter den getroffenen Annahmen unterscheiden sich die beiden Programme nicht.

Weitere Einzelheiten siehe Text.

Für die verschiedenen Simulationen lagen die absoluten Häufigkeiten der Beutetiere bei 15 - 35 für große, bei 30 - 60 für kleine Daphnien. Abb. 21 zeigt die an sich bekannte (GIBSON 1980) Beziehung zwischen der relativen Abundanz der großen Daphnien und ihrer relativen Mortalität (zu Beginn des Modell-Laufes) für meine Tiere. Aufgrund dieser Probeläufe wurde entschieden, alle weiteren Simulationen und die damit zu vergleichenden Experimente mit einer Abundanz von 25 großen und 80 kleinen Daphnien zu starten (i/s-Verhältnis von 0,55, vgl. Pfeil in Abb.21); dies würde einer anfänglichen relativen Mortalität (Verhältnis der Todesfälle pro Tier und Zeiteinheit) der großen Daphnien von ca. 10:1 entsprechen. Dies bedeutet, daß ca. dreimal mehr kleine als große Daphnien gefressen werden. Diese Werte ließen, bei gleichzeitiger leichter Durchführbarkeit des Versuches, erwarten, daß auch eine statistische Auswertung möglich war.

3.2.5 Vorhersagen des Modells bezüglich der Lichtabhängigkeit der Selektivität

Werden die experimentell ermittelten Interessen-Distanzen der Fische (s. Abschnitt 3.1.1.1) als Parameter in die Modell-Läufe aufgenommen, dann ergibt sich für unterschiedliche Beleuchtungsstärken auch eine unterschiedliche Selektivität der Modell-Fische (Abb. 22). Mit den experimentell gewonnenen Reaktionsdistanzen sind auch Daten, die von JACOBS (1978a) veröffentlicht wurden, mit dem ASM in Ein-

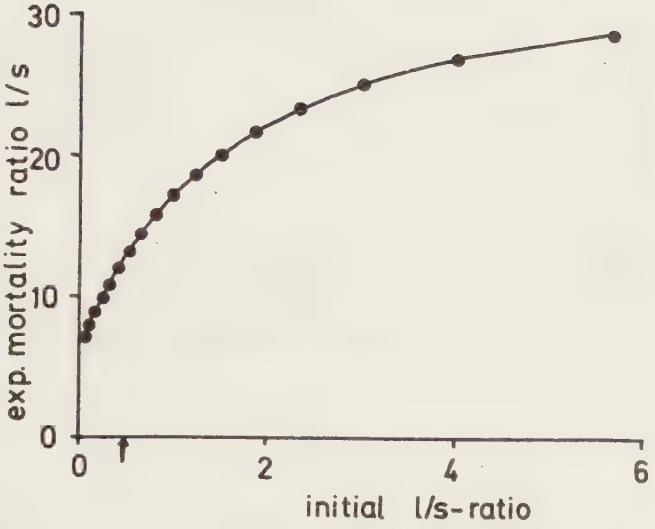


Abbildung 21:

Beziehung zwischen dem Häufigkeitsverhältnis von großen (2 mm) und kleinen (1 mm) Daphnien im Aquarium (l/s-ratio, Abszisse) und dem erwarteten Verhältnis der Mortalitäten (Todesfälle pro Tier und Zeiteinheit; Ordinate). Es handelt sich um simulierte Computer-Modell-Daten unter der Annahme des ASM und unter Verwendung der experimentell bei 360 lux ermittelten Reaktionsdistanzen (Werte für große und kleine Daphnien aus der Regressionsgerade der Tabelle 1 berechnet). Durchgezogene Kurve nach Augenmaß eingetragen. Der Pfeil auf der Abszisse markiert das in Modell-Läufen und Experimenten verwendete Verhältnis von großen zu kleinen Daphnien von 0,55. Weitere Einzelheiten siehe Text.

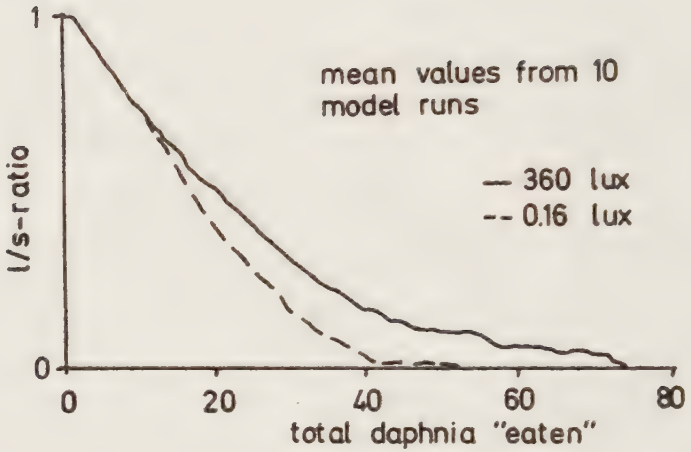


Abbildung 22:

Wie Abbildung 20, jedoch ausschließlich mit dem neuen Programm (II) gerechnet, unter Verwendung der experimentell ermittelten Werte für die einzelnen Reaktionsdistanzen, für die Beleuchtungsstärken 160 mlux und 360 lux. Bei 360 lux ist die erwartete Präferenz der Fische für große Daphnien deutlich schwächer als bei 0,16 lux.

Weitere Einzelheiten siehe Text.

klang zu bringen (Messungen der Fisch-Selektivität bei 6 und 500 lux; auch hier war, wie in Abb. 22, die Selektion für große Beutetiere bei der niedrigeren Beleuchtungsstärke größer gewesen als bei der hohen). Diese Anwendung des Apparent-Size-Modells scheint jedoch paradox, weil eine Umrechnung der Daten für die Reaktionsdistanzen zeigt, daß die Öffnungswinkel, unter denen verschieden große Daphnien zum Zeitpunkt des Angriffs gesehen werden, **nicht gleich groß** sind. Es war aber gerade eine Voraussetzung für das ASM, daß die Öffnungswinkel (bei gegebener Beleuchtungsstärke) für alle Daphniengrößen im Moment des Angriffs gleich sind.

Daher wurde für weitere Modell-Läufe aus den Daten zur Ermittlung der Reaktionsdistanzen für die jeweilige Beleuchtungsstärke ein mittlerer Öffnungswinkel (der also für alle Daphniengrößen gleich ist) berechnet, unter dem die Daphnien vom Fisch beim Angriff gesehen werden. Aus diesem mittleren Öffnungswinkel konnten dann für die verwendeten Daphniengrößen die Reaktionsdistanzen unter der Annahme völlig ASM-konformen Verhaltens der Fische ermittelt werden. Mit diesen so gewonnenen Reaktionsdistanzen wurden erneut Modell-Läufe durchgeführt. **Es zeigte sich, daß bei der Annahme gleicher Öffnungswinkel für beide Daphniengrößen keine unterschiedliche Selektivität der Fische bei verschiedenen Beleuchtungsstärken mehr zu erwarten ist.**

Die Abbildungen 22 und 23 zeigen diese verschiedenen Ergebnisse des Modells. Sie bestätigen einen wichtigen, mit beiden Algorithmen gewonnenen Befund: Wenn die experimentell

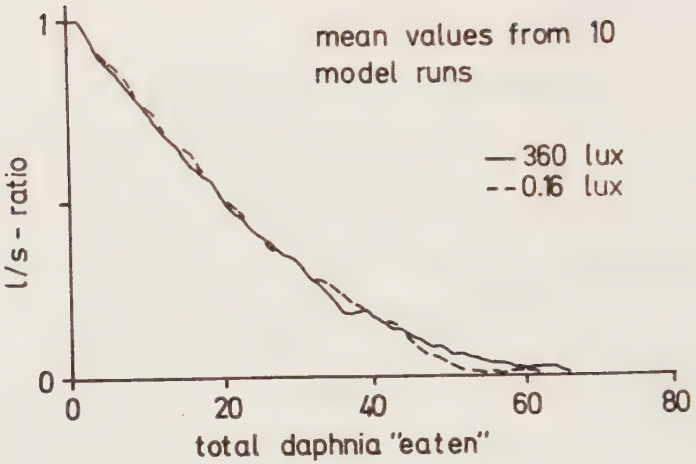


Abbildung 23:

Wie Abbildung 22, jedoch unter Verwendung von Reaktionsdistanzen, die aus dem mittleren Interessenwinkel der jeweiligen Beleuchtungsstärke berechnet wurden. Kurvenverlauf für 160 mlux und 360 lux. Unter der hier getroffenen Annahme konstanter Interessenwinkel für alle Daphniengrößen sind die erwarteten Präferenzen für große Daphnien im Gegensatz zu Abb.22 für beide Beleuchtungsstärken gleich.

Weitere Einzelheiten siehe Text.

gewonnenen einzelnen Reaktionsdistanzen in das Modell eingebracht werden, dann sind für verschiedene Beleuchtungsstärken Unterschiede im Wahlverhalten zu erwarten (Abb. 22). Bei niedrigen Beleuchtungsstärken sollten relativ mehr große Beutetiere selektiert werden als bei hohen Beleuchtungsstärken. Wird dagegen das Apparent-Size-Modell konsequent angewendet, indem für alle Beutetiere der gleiche Interessenwinkel angenommen wird (Abb. 23), dann sind nach dem Modell keine lichtbedingten Unterschiede im Wahlverhalten zu erwarten.

Damit sind auch die oben erwähnten, von JACOBS (1978a) gefundenen Selektionsunterschiede bei 6 und 500 lux nicht durch das ASM erklärbar, bzw., sie stehen im Widerspruch zu diesem.

3.3 Schlußfolgerungen

Bereits bei den Versuchen ohne Wahlmöglichkeit (Abschnitt 3.1.1) zeigte sich, daß deren Ergebnisse kaum mit dem ASM in Einklang zu bringen waren; besonders auffallend ist der Zusammenhang zwischen der Beleuchtungsstärke und dem Maß, wie sich der Interessenwinkel bei unterschiedlichen Daphniengrößen verändert. Diese Versuche sagen jedoch nur etwas über die Kapazität der Versuchsfische aus; welche Fähigkeiten im Wahlversuch eingesetzt werden, ist zunächst unbekannt.

Auch die in den Wahlversuchen mit hungrigen Fischen und

allmählicher Sättigung erzielten Ergebnisse stehen im Widerspruch zum ASM, da nach diesem, selbst bei drastischen Veränderungen des "Interessen-Abstandes", keine Unterschiede in der Selektivität zu erwarten sind, solche aber gefunden wurden. Zwar entsprechen die Anfangsmortalitäten (vgl. die Versuche ohne Ersatz der gefressenen Beute) den nach dem ASM erwarteten Häufigkeiten, eine Änderung der Selektivität durch Sättigung wird jedoch bei strenger Anwendung des Modells nicht erwartet.

Damit kann das ASM für die verwendeten Elritzen als alleinige Erklärung für die beobachteten Wahlveränderungen unter den beschriebenen Versuchsbedingungen zurückgewiesen werden.

Ich folgere, daß die Elritzen zumindest zusätzlich über andere Wahlmechanismen verfügen, die es ihnen erlauben, je nach Sättigungszustand und Beleuchtungsstärke unterschiedlich wählerisch zu sein. Die Sättigungsversuche gehen in die gleiche Richtung wie Lichtversuche von JACOBS (1978a): Auch hier hatte sich mit abnehmender Beleuchtungsstärke (und damit abnehmendem "Interessenabstand") eine Verschiebung der Selektivität in Richtung großer Daphnien ergeben, die nach den jetzigen Befunden nicht im Einklang mit der Hypothese steht, die Fische wählten diejenigen Beuteobjekte, die auf ihrer Retina jeweils am größten erschienen. Vielmehr müssen die Fische einen Mechanismus benützen, der es erlaubt, die **absolute** Beutegröße als Wahlkriterium einzusetzen. Daß Elritzen in der Lage sind,

absolut größere Beutetiere unabhängig von ihrer scheinbaren Größe auszuwählen, wenn sie dressiert werden, war bereits von KRAMER (1979) (zitiert in JACOBS (1979), Tab. 1) nachgewiesen worden. Die vorliegenden Ergebnisse zeigen, daß auch darauf undressierte Fische bei freier Wahl und bei freischwimmenden Beuteangebot in natürlichen Dichten das Kriterium der absoluten Beutegröße einfließen lassen. Satte und bei geringen Lichtintensitäten fressende Fische wählen große Daphnien auch dann vorzugsweise, wenn sie auf der Retina kleiner erscheinen als gleichzeitig vorhandene (nähere) kleine Daphnien.

Mit den durchgeführten Experimenten war es nicht möglich, auf direktem Weg nachzuweisen, daß auch bei verändertem Hungerzustand (und nicht nur bei unterschiedlichen Helligkeiten) die Reaktionsdistanzen sich verändern; dieser Nachweis war zur Klärung der Frage, ob die Elritzen Beutetiere nach dem ASM auswählen, aber auch nicht erforderlich. Es lassen sich jedoch indirekte Nachweise für einen Zusammenhang zwischen Hungerzustand und Reaktions- bzw.Interessendistanzen finden:

Mit den Ergebnissen der Tabelle 2 konnte gezeigt werden, daß größere Daphnien (gegenüber kleineren Daphnien) bei geringen Helligkeiten relativ "interessanter" sind als bei höheren Beleuchtungsstärken. Daraus wurde abgeleitet, daß auch im Wahlversuch bei geringen Beleuchtungsstärken die Selektivität für größere Daphnien stärker sein sollte. Dies ist zum einen ein Indiz gegen das ASM; da andererseits die

Fische bei zunehmender Sättigung auch eine zunehmende Selektivität für große Daphnien zeigen (Abschnitt 3.1.2.2), liegt die Vermutung nahe, daß ähnliche Mechanismen bei der Veränderung der Beleuchtungsstärke und bei der Veränderung des Hungerzustandes wirken. Somit sollte es möglich sein, einem bestimmten Hungerzustand eine entsprechende Beleuchtungsstärke (für die Reaktionsdistanzen) zuzuordnen. Mit den vorliegenden Daten war dies nicht möglich, es konnten aber Indizien für einen derartigen Zusammenhang ermittelt werden.

O'BRIEN et al. zeigten in ihrer Arbeit zunächst überzeugend die Richtigkeit des ASM für den Sonnenbarsch **Lepomis**. Die Reaktionsdistanzen, die O'BRIEN et al (1976) für ihre Modell-Läufe zum ASM verwendeten, stammen aus der Arbeit von WERNER und HALL (1974). Eine Umrechnung dieser Reaktionsdistanzen in die entsprechenden Öffnungswinkel ergab, daß auch hier die Fische ihre Beute nicht völlig ASM-konform angriffen. Für vier verschiedene Größenklassen der Beute (1,4 bis 3,6 mm) ergeben sich Öffnungswinkel, unter denen die Beute beim Angriff gesehen wird, von 1,54 bis 2,00 Grad. Große Daphnien werden nach diesen Daten erst angegriffen, wenn sie unter einem größeren Winkel gesehen werden als kleine Daphnien ($p<5\%$, als Regressionsgerade aus den Daten von WERNER und HALL (1974) berechnet). Auch diese, im Zusammenhang mit dem ASM zuerst verwendeten Daten, sind also auch schon ein Indiz gegen die Richtigkeit des ASM; allerdings ist die Beziehung zwischen Daphniengröße und Öffnungswinkel bei WERNER und HALL (1974) den Daten der vorliegenden Arbeit entgegengesetzt.

GARDNER (1981) führt an, daß Fische der Gattung **Lepomis** in Versuchen mit experimentell manipulierter Trübung des Wassers auch noch selektiv fraßen, wenn sie mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit (aber $p < 1$!) nicht mehr als eine Daphnie gleichzeitig sehen konnten (die Selektivität war gleich der, die in einem anderen Versuchsaufbau beobachtet wurde, wenn die Fische, wiederum mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit, mehrere Beutetiere gleichzeitig sehen konnten). Nach dem ASM ist dies nicht zu erwarten, denn wenn nur eine Beute gesehen wird, scheint selbstverständlich diese am "größten" und sollte gefressen werden; die Freßrate sollte dann den Begegnungshäufigkeiten entsprechen.

Wie schon erwähnt, ist Sättigung ein Parameter, der zumindest in den Sommermonaten (Zeit reichlichen Nahrungsangebots) bei Fischen in einheimischen Gewässern täglich auftritt (BOHL 1979). Die aktive Phase der Fische fällt dabei in die Zeit während und nach der Dämmerung, es herrschen also nur geringe Beleuchtungsstärken. Hunger und Licht könnten dabei für die Bestimmung der Selektivität in der gleichen Richtung wirken: Bei Beginn der Freßphase sind die Fische hungrig (d.h. relativ geringe Selektivität für große Daphnien), es ist auch noch verhältnismäßig hell (ebenfalls relativ geringe Selektivität für große Daphnien). Mit zunehmender Sättigung und abnehmender Helligkeit sollte die Selektivität der Fische dann zunehmen. Damit hätten möglicherweise auch die Versuche mit hungrigen und satten Fischen (Abschnitt 3.1.2.1) Unterschiede in der Selektivität ergeben, wenn sie bei geringeren Beleuchtungsstärken durch-

geführt worden wären.

Das ASM ist ein einfaches, leicht zu überprüfendes Modell. Mit ihm können die Abhängigkeit der Selektivität von der Beutegröße und von der relativen Abundanz der Beute nachvollzogen werden. Es hat daher große Beachtung gefunden. Es berücksichtigt allerdings nicht, daß sich nach der einmal getroffenen Entscheidung des Fisches bei der Beutewahl die Voraussetzungen für diese Entscheidung ändern können. Außerdem zeigen Modellberechnungen auch die in Experimenten beobachtete Abhängigkeit der Selektivität von der absoluten Beuteabundanz (z.B. EGGERS 1982, GIBSON 1980). Auch die Annahme eines kugelförmigen Gesichtsfeldes für die Fische entspricht sicher nicht vollständig der Realität.

Die mit dieser Arbeit vorgelegten Ergebnisse zeigen, daß auch der Einfluß von Licht und Hungerzustand der Räuber nicht durch das ASM erklärt werden können und widerlegen damit dieses Modell als alleinige oder ausreichende Ursache für größenselektives Fressen.

4. Zusammenfassung

Im Rahmen der Bedeutung selektiv fressender Fische für Vielfalt und Stabilität des Zooplanktons in unseren Seen sollte in der vorliegenden Arbeit geprüft werden, ob die von anderen Autoren entwickelte Hypothese, Fische träfen ihre Beutewahl nach der Größe des Beute-Bildes auf der Retina (Apparent-Size-Model, ASM) auch für Elritzen gilt. Insbesondere sollten die bekannte Lichtabhängigkeit und die vermutete Verschiebung der Selektivität unter verschiedenen Sättigungsbedingungen der verwendeten Fische (Elritzen, **Phoxinus laevis**) im Lichte des ASM untersucht werden.

Die Ermittlung der Reaktionsdistanzen der Fische bei verschiedenen Beleuchtungsstärken (0,16, 6, 32 und 360 lux) diente zwei Zielen: Einerseits kann aus diesen Versuchen ohne Wahlmöglichkeit eine Vorhersage für das Verhalten der Fische in Wahlversuchen getroffen werden; andererseits sind die Daten der Reaktionsdistanzen erforderlich, um experimentelle Befunde und den Ansatz des ASM vergleichen zu können.

Es zeigte sich erwartungsgemäß, daß die Reaktionsdistanzen der Fische mit zunehmender Helligkeit ansteigen; die Öffnungswinkel für große Daphnien waren kleiner als die für kleine Daphnien, diese Unterschiede waren bei geringeren Helligkeiten stärker ausgeprägt. Die Auswertung ergab, daß diese Versuche unter verschiedenen Lichtbedingungen und ohne Wahlmöglichkeit für die Fische bereits dem ASM widersprechen.

Außer diesen Versuchen ohne Beutewahlmöglichkeit (zur Ermittlung der Reaktionsdistanzen) wurden auch Experimente mit Wahlmöglichkeit für die Fische durchgeführt.

In einer Versuchsserie mit hungrigen und satten Fischen ohne Ersatz der gefressenen Beute ergaben sich zunächst keine Unterschiede der Selektivität in Abhängigkeit vom Hunger. Dies stünde im Einklang mit dem ASM. Allerdings war die Streuung bei satten Fischen signifikant größer als bei hungrigen.

In einer weiteren Versuchsserie wurden die jeweils gefressenen Beutetiere größengerecht ersetzt. Während der Versuchsauswertung wurden mehrere Möglichkeiten erwogen, den Sättigungsgrad quantitativ zu erfassen. Zwei voneinander unabhängige Definitionen von Sättigung wurden letztlich verwendet:
(1) Die Anzahl der Freßakte pro Zeiteinheit und (2) die vor einem Freßakt bereits aufgenommenen Energie-Äquivalente. Es konnte gezeigt werden, daß unter beiden Definitionen mit abnehmendem Hunger große Beutetiere zunehmend stärker selektiert wurden.

Eine Neufassung und teilweise Korrektur früherer Modelle ergab, daß bei konsequenter Anwendung des ASM für unter-

schiedliche Interessen-Distanzen keine Unterschiede der Selektivität zu erwarten sind. Somit sollten weder licht- noch sättigungsabhängige Selektivitätsänderungen eintreten. Die Ergebnisse früherer Versuche von JACOBS (1978a) zur Selektivität von Elritzen bei unterschiedlichen Beleuchtungsstärken widersprechen also dem ASM.

Da nach dem ASM auch bei vom Hungerzustand abhängigen Interessen-Distanzen die Selektivität hungriger und satter Fische gleich bleiben sollte, wird das ASM für die verwendeten Elritzen als alleinige und ausreichende Erklärungsmöglichkeit für die Beuteselektivität zurückgewiesen. Es wird gefolgert, daß die Fische über Wahlmechanismen verfügen, die es ihnen erlauben, die absolute Beutegröße als Wahlkriterium einzusetzen, und daß sie diese Möglichkeit bei freier gleichzeitiger Wahlmöglichkeit und natürlichen Beutedichten auch einsetzen.

6. Literaturverzeichnis

Bohl, E.: Mechanismen der Nahrungsselektivität planktivorer Cypriniden
Dissertation, Universität München, 1979

Braum, E.: Die ersten Beutefanghandlungen junger Blaufelchen (**Coregonus wartmanni** Bloch) und Hechte (**Esox lucius** L.)
Z.f.Tierpsychol. 20(3) 257-236 (1963)

Brooks, J.L., S.I. Dodson: Predation, body size, and composition of plankton
Science 150 28-35 (1965)

Brunner, G.: Über die Sehschärfe der Elritzen (**Phoxinus laevis**) bei verschiedenen Helligkeiten
Z.vergl.Physiol. 21 296-316 (1934/1935)

Confer, J.L., P.I. Blades: Reaction distance to zooplankton by **Lepomis macrochirus**
Verh.Internat.Ver.Limnol. 19(3) 2493-2497 (1975)

Confer, J.L., G.L. Howick, M.H. Corzette, S.L. Kramer, S. Fitzgibbon, R. Landsberg: Visual predation by planktivores
Oikos 31 27-37 (1978)

Dartnall, H.J.A., M.R.Lander, F.W.Munz: Periodic changes in the visual pigment of a fish
in: Progress in photobiology, Amsterdam (Elsevier): 1961, p.203-213
zitiert nach: Dartnall, H.J.A.: Extraction, measurement and analysis of visual photopigment, in: The eye (H.Davson, ed.) Vol.2, New York 1962, pp. 323-365

Drenner, R.W., S.R. McComas: The roles of zooplankter escape ability and fish size-selectivity in the selective feeding and impact of planktivorous fish
in: Evolution and Ecology of Zooplankton Communities (Ch. Kerfoot, ed.), Hanover, New Hamps., and London (Univ. Press of Engl.): 1980

Drenner, R.W., J.R. Strickler, W.J. O'Brien: Capture probability: The role of zooplankter escape in the selective feeding of planktivorous fish
J.Fish.Res.Board Can. 35 1370-1373 (1978)

Eggers, D.M.: Planktivore preference by prey size
Ecology 63(2) 381-390 (1982)

Galbraith, M.G. Jr.: Size-selective predation on Daphnia by rainbow trout and yellow perch
Trans.Am.Fish.Soc. 96 1-10 (1967)

Gardner, M.B.: Mechanisms of size selectivity by planktivorous fish: A test of hypotheses
Ecology 62(3) 571-578 (1981)

Gibson, R.M.: Optimal prey-size selection by three-spined sticklebacks (Gasterosteus aculeatus): A test of the apparent-size hypothesis
Z.Tierpsychol. 52 291-307 (1980)

Hall, D.J.: An experimental approach to the dynamics of a natural population of Daphnia galeata mendotae
Ecology 45 (1) 94-112 (1964)

Ivlev, V.S.: Experimental ecology of the feeding of fishes; New Haven (Yale University Press): 1961

Jacobs, J.: Coexistence of similar zooplankton species by differential adaptation to food and escape in an environment with fluctuating food and enemy densities, II. Field data of Daphnia
Oecologia 30 313-329 (1977)

Jacobs, J.: The influence of prey size, light intensity, and alternative prey on the selectivity of plankton feeding fish
Verh.Intern.Verein.Limnol. 20 2461-2466 (1978a)

Jacobs, J.: Coexistence of similar zooplankton species by differential adaptation to reproduction and escape in an environment with fluctuating food and enemy densities, III. Laboratory experiments
Oecologia 35 35-54 (1978b)

Jacobs, J.: Fragen zur Koexistenz ähnlicher Arten in natürlichen Ökosystemen unter Berücksichtigung verhaltensbiologischer Komponenten
Verh.Dtsch.Zool.Ges. 1979, 102-113 (1979)

Kettle, D., W.J. O'Brien: Vulnerability of arctic zooplankton species to predation by small lake trout (Salvelinus namaycush)
J.Fish.Res.Bd.Can. 35 1495-1500 (1978)

Krämer, M.L.: Selektionsverhalten und Größenunterscheidung bei Elritzen (Phoxinus laevis) gegenüber Beuteorganismen (Daphnia pulex)
Diplomarbeit, Fakultät f. Biologie, Univ. München, 1979

Meesters, A.: Über die Organisation des Gesichtsfeldes der Fische
Z.Tierpsychol. 4(1) 84-149 (1940/1941)

Mellors, W.K.: Selective predation of ephippial **Daphnia** and the resistance of ephippial eggs to digestion
Ecology 56(4) 974-980 (1975)

Murdoch, W.W., S. Avery, M.E.B. Smyth: Switching in predatory fish
Ecology 56 1094-1105 (1975)

O'Brien, W.J.: The predator-prey interaction of planktivorous fish and zooplankton
Am.Sci. 67(5) 572-581 (1979)

O'Brien, W.J., N.A. Slade, G.L. Vinyard: Apparent size as the determinant of prey selection by bluegill sunfish (**Lepomis macrochirus**)
Ecology 57 (6) 1304-1310 (1976)

Powers, M.K., S.S.Easter: Absolute visual sensitivity of the Goldfish
Vision Res. 18 1137-1147 (1978)

Strauss, R.E.: Reliability estimates for Ivlev's electivity index, the forage ratio, and a proposed linear index of food selection
Trans.Am.Fish.Soc. 108 344-352 (1979)

Vinyard, G.L.: Differential prey vulnerability and predator selectivity: Effects of evasive prey on bluegill (**Lepomis macrochirus**) and pumpkinseed (**L. gibbosus**) predation
Can.J.Fish.Aquat.Sci. 37 2294-2299 (1980)

Vinyard, G.L., W.J. O'Brien: Effects of light and turbidity on the reactive distance of bluegill (**Lepomis macrochirus**)
J.Fish.Res.Board Can. 33 2845-2849 (1976)

Werner, E.E., D.J. Hall: Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (**Lepomis macrochirus**)
Ecology 55 1042-1052 (1974)

Zaret, T.M.: Predators, invisible prey, and the nature of polymorphism in the **Cladocera** (Class **Crustacea**)
Limnol.Oceanogr. 17 171-184 (1972)

Zaret, T.M., W.C. Kerfoot: Fish predation on **Bosmina longirostris**: Body-size selection versus visibility selection
Ecology 56 232-237 (1975)

6. Anhang

Anhang 1: Wiedergabe des Programms I für das ASM

Anhang 2: Wiedergabe des Programms II für das ASM

Anhang 3: Lebenslauf

Anhang 1: Programm I für die Simulation des ASM

```
PROGRAM PROG1(AUS);
 (* APPARENT SIZE MODEL, O'BRIEN ET AL., ECOLOGY VOL.57(6) *)
 (* VERSION 8 VOM 11.01.1982 "GERD MUELLER"                *)
 (*$I'RANDOM'  RANDOM NUMBER GENERATOR DECLARATIONS.       *)

 LABEL
    2;

 CONST
    PI = 3.141592653;
    DELTA = 0.001;
    HI = 0.20;
    HJ = 0.10;
    RDI = 1.9;
    RDJ = 0.95;
    VOL = 20000;
    ZAEHLMAX = 1;

 VAR
    AUS: TEXT;
    A: ALFA;
    D, SI, SJ, V, VS, VL, LAMBDA1, LAMBDA2, P1I, P1J, POI, DI, DJ, SUM,
      EI, EJ, K1, PROZ, POJ: REAL;
    Z, X, Y, ZAEHL, NI, N, NJ, EIR, EJR, SED: INTEGER;


 FUNCTION ZEIT(A: ALFA): INTEGER;

    CONST
       C = 27;

    VAR
       ZEIT1: INTEGER;

    BEGIN
       ZEIT1 := ORD(A[9]) - C;
       ZEIT := 10 * (ORD(A[8]) - C) + 60 * (ORD(A[6]) - C) + 600 * (ORD(
         A[5]) - C) + 3600 * (ORD(A[3]) - C) + 36000 * (ORD(A[2]) - C);
    END (*ZEIT*);


 BEGIN (*MODEL*)
    TIME(A);
    SETRAN(ZEIT(A));
    LINELIMIT(AUS, 3000);
    NI := 2500;
    NJ := 8000;
    REWRITE(AUS);
    WRITELN(AUS, ' DAPHNIENGROESSEN:   DGR(1) = ', HI: 5: 3,
      '    DGR(2) = ', HJ: 5: 3, '  ');
    WRITELN(AUS, ' REAKTIONSDISTANZEN: RDI    = ', RDI: 5: 3,
      '    RDJ    = ', RDJ: 5: 3, '  ');
    WRITELN(AUS, '  ');
    WRITELN(AUS, ' SCHRITTWEITE: DELTA   = ', DELTA: 8: 5, '  ');
    WRITELN(AUS, '  ');
    WRITELN(AUS,
      ' GENERATION   N(I) NEU  N(J) NEU  E(I)   E(J)   (NI)/(NJ)',
      '      ZUF');
    FOR ZAEHL := 1 TO ZAEHLMAX DO
       BEGIN
          K1 := 4 / 3 * PI / VOL;
          D := 0;
          SI := 0;
          SJ := 0;
```

```
      WHILE D <= RDI DO
         BEGIN
            LAMBDA1 := K1 * (((D + DELTA) * SQR(D + DELTA)) - D * D
              * D);
            P1I := 1 - EXP(- LAMBDA1 * NI);
            DJ := (D + DELTA) * NI / NJ;
            IF DJ > RDJ  THEN
               DJ := RDJ;
            LAMBDA2 := K1 * ((DJ + DELTA) * SQR(DJ + DELTA) - DJ *
              SQR(DJ));
            P0J := EXP(NJ * (- LAMBDA2));
            SI := SI + (P1I * P0J);
            D := D + DELTA;
         END;
      D := 0;
      WHILE D <= RDJ DO
         BEGIN
            LAMBDA1 := K1 * ((D + DELTA) * SQR(D + DELTA) - D * D *
              D);
            P1J := 1 - EXP(NJ * (- LAMBDA1));
            DI := (D + DELTA) * NJ / NI;
            IF DI > RDI  THEN
               DI := RDI;
            LAMBDA2 := K1 * ((DI + DELTA) * SQR(DI + DELTA) - DI *
              DI * DI);
            P0I := EXP(NI * (- LAMBDA2));
            SJ := SJ + (P1J * P0I);
            D := D + DELTA;
         END;
      SUM := SI + SJ;
      EI := 100 * (SI / SUM);
      EJ := 100 * (SJ / SUM);
      EIR := ROUND(EI);
      EJR := ROUND(EJ);
      N := TRUNC(RAN * 100.0) + 1;
      IF N <= EIR
      THEN
         NI := NI - 1
      ELSE
         NJ := NJ - 1;
      IF (NI < 1) OR (NJ < 1)  THEN
         GOTO 2;
      PROZ := NI / NJ;
      WRITELN(AUS, ' ', ZAEHL: 5, '          ', NI: 5, '     ', NJ: 5
        , '    ', EIR: 3, '    ', EJR: 3, '       ', PROZ: 4: 3,
        '          ', N: 3);
   END;

D (*MODEL*).
```

Anhang 2: Programm II für die Simulation des ASM

```
ROGRAM PROG2(OUTPUT, PLOT, DATEI);
*$I'RANDOM' RANDOM NUMBER GENERATOR DECLARATIONS. *)
*$I'MATH'  EXTERN MATHEMATIC FUNCTIONS  *)

 LABEL
   8;

 CONST
   PI = 3.14159265;

 VAR
   PLOT, DATEI: TEXT;
   DATEN: ARRAY [1..7, 1..500] OF REAL;
   SPROB, SUM, SPROBT, HT, READD, DENS: ARRAY [1..5] OF REAL;
   HTR, TPED, TDEN: ARRAY [1..4] OF REAL;
   FLAG, I, NSCL, N, NTOT, II, K, J, O, P, Q, S: INTEGER;
   XMD, RADI, DELTAD, TORIND, VOL, A, HDELD, DIST, UDIST, VOLL, VOLS,
     PROB, REV, EFDEN, DIST2, PROB1, TROB, X, ZUF, Z: REAL;
   B: ALFA;
   XN, XNS: ARRAY [1..5] OF INTEGER;


 FUNCTION ZEIT(B: ALFA): INTEGER;

   CONST
     C = 27;

   BEGIN
     ZEIT := 10 * (ORD(B[8]) - C) + 60 * (ORD(B[6]) - C) + 600 * (ORD(
       B[5]) - C) + 3600 * (ORD(B[3]) - C) + 36000 * (ORD(B[2]) - C);
   END (*ZEIT*);


 FUNCTION AMIN1(A, B: REAL): REAL;

   BEGIN
     IF A < B
     THEN
       AMIN1 := A
     ELSE
       AMIN1 := B;
   END (*AMIN1*);


 FUNCTION MIN(A, B: INTEGER): INTEGER;

   BEGIN
     IF A < B
     THEN
       MIN := A
     ELSE
       MIN := B;
   END (*MIN*);


 BEGIN (*SLADE*)
   RESET(DATEI);
   READLN(DATEI, P);
   TIME(B);
   SETRAN(ZEIT(B));
   LINELIMIT(OUTPUT, 2000);
   REWRITE(PLOT);
   FOR O := 1 TO 7 DO
     BEGIN
```

```
    FOR P := 1 TO 500 DO
      BEGIN
        DATEN[Q, P] := 0;
      END (*FOR*);
  END (*FOR*);
FOR Q := 1 TO R DO
  BEGIN
    RESET(DATEI);
    READLN(DATEI);
    READLN(DATEI, XMD, RADI, DELTAD, NSCL);
    FOR I := 1 TO NSCL DO
      READLN(DATEI, XN[I], HT[I], REACD[I]);
    WRITELN(' POOL DEPTH : ', XMD: 7: 4, '  RADIUS :  ', RADI: 7: 4
      , '  DELTA : ', DELTAD: 10: 8);
    WRITELN(' NO OF CLASSES :', NSCL);
    WRITELN;
    WRITELN;
    FOR I := 1 TO NSCL DO
      BEGIN
        WRITELN(' NO IN SIZE CLASS', I, ' : ', XN[I], '    SIZE :',
          HT[I]: 7: 4);
        WRITELN(' REACTION DISTANCE FOR THIS SIZE CLASS : ', REACD[
          I]: 7: 4);
        WRITELN;
        XNS[I] := XN[I];
      END (*FOR*);
    WRITELN;
    M := NSCL - 1;
    TOPIMD := 2 * PI * XMD;
    VOL := TOPIMD * RADI * RADI;
    A := XMD * XMD / 3;
    HDELD := DELTAD * 0.5;
    NTOT := 0;
    FOR I := 1 TO NSCL DO
      BEGIN
        REACD[I] := AMIN1(REACD[I], RADI);
        SUM[I] := 0;
        NTOT := NTOT + XN[I];
      END (*FOR*);
    NTOT := MIN(NTOT, 49);
    FOR II := 1 TO NTOT DO
      BEGIN
        FOR I := 1 TO NSCL DO
          BEGIN
            DENS[I] := XN[I] / VOL;
          END (*FOR*);
        FOR I := 1 TO NSCL DO
          BEGIN
            SPROB[I] := 0;
            K := 1;
            FOR J := 1 TO NSCL DO
              BEGIN
                IF J <> I THEN
                  BEGIN
                    HTR[K] := HT[J] / HT[I];
                    TRED[K] := REACD[J];
                    TDEN[K] := DENS[J];
                    K := K + 1;
                  END (*IF*);
              END (*FOR*);
            DIST := HDELD;
            K := 0;
            VOLL := 0;
            REPEAT
              NDIST := DIST + HDELD;
```

```
        K := K + 1;
        VOLS := VOLL;
        VOLL := TOPIMD * (UDIST * UDIST - A);
        IF UDIST < XMD THEN
          VOLL := 4 / 3 * PI * UDIST * UDIST * UDIST;
        PROB := 1;
        REV := VOLL - VOLS;
        EFDEN := DENS[I] * REV;
        IF EFDEN < 50 THEN
          PROB := 1 - POWER1(1.0 - REV / VOL, XN[I]);
        FOR J := 1 TO M DO
          BEGIN
            DIST2 := AMIN1((DIST * HTR[J]), TRED[J]);
            REV := TOPIMD * (DIST2 * DIST2 - A);
            IF DIST2 <= XMD THEN
              REV := 4 / 3 * PI * DIST2 * DIST2 * DIST2;
            EFDEN := TDEN[J] * REV;
            IF EFDEN > 30
            THEN
              GOTO 8
            ELSE
              BEGIN
                PROB1 := POWER(1 - REV / VOL, TDEN[J] * VOL);
                PROB := PROB * PROB1;
              END (*IF*);
          END (*FOR*);
        SPROB[I] := SPROB[I] + PROB;
        DIST := DIST + DELTAD;
      UNTIL DIST >= REACD[I];
 8:
    END (*FOR*);
TROB := 0;
FOR I := 1 TO NSCL DO
  TROB := TROB + SPROB[I];
FOR I := 1 TO NSCL DO
  BEGIN
    SPROB[I] := SPROB[I] / TROB;
    WRITELN(' SIZE CLASS', I,
       '       EXPECTED PROBABILITY  ', SPROB[I]: 7: 4);
    SPROBT[I] := SPROB[I];
  END (*FOR*);
WRITELN;
FLAG := 0;
ZUF := RAN;
WRITELN('       ++++  ZUFALLSZAHL :  ', ZUF: 10: 9, '  ++++');
I := 1;
REPEAT
  IF SPROBT[I] > ZUF
  THEN
    BEGIN
      XN[I] := XN[I] - 1;
      IF XN[I] < 0 THEN
        XN[I] := 0;
      FLAG := 10;
    END (*IF*)
  ELSE
    BEGIN
      IF I = NSCL
      THEN
        BEGIN
          XN[I] := XN[I] - 1;
          IF XN[I] < 0 THEN
            XN[I] := 0;
          FLAG := 10;
        END (*IF*)
```

```
                ELSE
                  BEGIN
                    SPECIES[I + 1] := SPECIES[I + 1] + SPECIES[I];
                    I := I + 1;
                  END (*ELSE*);
              END (*ELSE*);
          UNTIL FLAG > 0;
          FOR I := 1 TO NSCL DO
            BEGIN
              Z := 0;
              IF (XNS[I] - XN[I] = 0) THEN
                Z := 0.0001;
              DATEN[I, II] := DATEN[I, II] + (XNS[I] - XN[I]) / (XNS[
                I] - XN[I] + Z);
              WRITELN(' SIZE CLASS', I, '       ', 'NO IN CLASS', XN[I
                ], '          RUN NO ', II);
            END (*FOR*);
          WRITELN;
          WRITELN;
          WRITELN;
          WRITELN;
        END (*FOR*);
    END (*FOR*);
  FOR O := 1 TO NSCL DO
    BEGIN
      FOR P := 1 TO NTOT DO
        BEGIN
          DATEN[O, P] := DATEN[O, P] / R;
        END (*FOR*);
    END (*FOR*);
  WRITELN(PLOT, NSCL, NTOT, ' 0 ', NTOT, ' 0 4 X4 Y4 44 S 0 N');
  WRITELN(PLOT, 'MEAN OF 10 MODEL SIMULATIONS');
  WRITELN(PLOT, 'TOTAL NUMBER EATEN');
  WRITELN(PLOT, 'RATIO IN THE DIET');
  FOR O := 1 TO NSCL DO
    BEGIN
      WRITE(PLOT, O, ' ');
      FOR P := 1 TO NTOT DO
        BEGIN
          WRITELN(PLOT, P, ' ', DATEN[O, P]: 9: 7);
          IF P = NTOT THEN
            WRITELN(PLOT);
        END (*FOR*);
    END (*FOR*);
END (*SLADE*).
```

Lebenslauf

geboren am: in:	13.10.1953 Tübingen
Familienstand:	Verheiratet, ein Kind
Schulbildung:	1960 bis 1964 Grundschule in Tübingen 1964 bis 1972 Gymnasium in Tübingen Abschluß Abitur Juni 1972
Studium:	1972 bis 1978 Fach Biologie an der Universität München, Diplom März 1978 daran anschließend Promotionsstudium bis April 1981
Berufstätigkeit:	Mai 1979 bis April 1981 und November 1981 bis Oktober 1982 wissenschaftlicher Angestellter am Zool. Institut der Universität München, im Rahmen eines DFG-Projektes November und Dezember 1982 wissenschaftlicher Angestellter an der Bayerischen Landesanstalt für Wasserforschung, München seit 1.9.1983 als Angestellter bei Fa.Dr.Thilo & Co.GmbH, Sauerlach, tätig